FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

NEUNTER BAND.

MIT 27 TAFELN UND 35 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1884.

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR.

052170.aug18

NEUNTER BAND.

MIT 27 TAFELN UND 35 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1884.

Inhalt des neunten Bandes.

Erstes Heft.

Seite

Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Erste Studie. Von B. Haller. (Mit Taf. I—VII und 7 Holzschn.) 1

Über Wachsthumsbeziehungen zwischen Rückenmark und Wirbelkanal. Von W. Pfitzner 99

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. Dritter Theil. Von M. v. Davidoff. (Mit Taf. VIII und IX.) . . . 117

Kleinere Mittheilungen:

Über ein anatomisches Unterscheidungsmerkmal zwischen Haushund und Wolf. Von H. Landois. 163

Anzeigen und Besprechungen:

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Kerntheilung S. 166. — O. Hertwig, Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere S. 167. — H. Virchow, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges S. 168.

Zweites Heft.

Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Vorläufige Mittheilung. Von J. A. Palmén 169

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. Von M. Sagemehl. (Mit Taf. X.) 177

Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Von F. Maurer. (Mit Taf. XI und XII.) 229

Zur Morphologie der Säugethier-Zitzen. Von H. Klaatsch. (Mit Taf. XIII—XVII.) 253

Anzeigen und Besprechungen:

E. v. Rautenfeld, Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern S. 325. — W. Gruber, Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. IV. Heft. S. 326.

Drittes Heft.

Seite

Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. Von G. Ruge. (Mit 24 Fig. in Holzschn.) 329

Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugethiere. Von J. E. V. Boas. (Mit Taf. XVIII.) 389

Über die Varietäten des Plexus lumbosacralis von Salamandra maculosa. Von M. Davidoff. (Mit Taf. XIX.) 401

Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Von O. Bütschli. (Mit Taf. XX.) . 415

Über die Unterzunge des Menschen und der Säugethiere. Von C. Gegenbaur. (Mit Taf. XXI und XXII sowie 1 Holzschn.) 428

Viertes Heft.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. II. Einige Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische. Von M. Sagemehl. (Mit Taf. XXIII.) 457

Über die Muskeln und Fascien der Dammgegend beim Weibe. Von P. Lesshaft. (Mit Taf. XXIV und 3 Holzschn.) 475

Beiträge zur genaueren Kenntnis der Campanularien. Von H. Klaatsch. (Mit Taf. XXV—XXVII.) 534

Der Carpus der Paarhufer. Eine morphogenetische Studie. Von G. Baur 597

Kleinere Mittheilungen:

Zur näheren Kenntnis des Mammarorgans von Echidna. Von C. Gegenbaur 604

Untersuchungen über marine Rhipidoglossen.

Erste Studie.

Von

Dr. Béla Haller
aus Ungarn.

Mit Tafel I—VII und 7 Holzschnitten.

Als ich vor zwei Jahren die Absicht fasste, die Anatomie der Prosobranchier kennen zu lernen, war mir nur zu wenig bewusst, welch' unbekannte Länder vor mir lägen, welche Ausdauer es erfordern würde, eine auch nur vorläufige Orientirung über diese Thiere zu erhalten. Ich versprach mir viel, doch als mir der Sachverhalt klar wurde, trat ich mit bescheideneren Ansprüchen an die Arbeit und beschränkte mich vorläufig auf das Studium des Nervensystemes. Doch auch hier sollte es nicht so leicht gehen, denn abgesehen von dem Umstande, dass auf diesem Felde nur zu wenig vorgearbeitet war, war Manches in der Litteratur fehlerhaft angegeben und so geradezu unbrauchbar. Andererseits aber war es auch eine sehr schwierige Aufgabe mit der Nadel und dem Scalpell ausgerüstet in muskulösen, stark kontrahirten Geweben zu arbeiten, noch dazu an den kleinen europäischen Arten, die mir zur Verfügung standen. Doch: »Quand on fait de la science pour la science elle-même (und dieses glaube ich gethan zu haben), le découragement n'arrive jamais.« Dieses bemerkte ein erfahrener Vorarbeiter und ich wählte ihn unbewusst zum Vorbilde. Gerade so wie Henri de Lacaze-Duthiers sich zur Aufgabe gemacht hatte, selbst die feinsten Nervenfasern bei Haliotis in ihr Detail zu ver-

folgen, so musste auch ich thun, wenn ich bei meinen Studien zu wissenschaftlich begründetem Ergebnisse gelangen wollte, denn gerade hier auf diesem Felde zeigte es sich deutlich, wie gefahrvoll verfrühte Generalisation werden konnte und wie sehr Detailstudien zu bleibenden Verallgemeinerungen erforderlich sind.

Ich schicke diese Sätze voraus, um den Leser zu trösten wegen der Trockenheit, die ihm in vorliegender Arbeit oft begegnet.

Freilich stehen wir heute auch nicht mehr auf jenem Standpunkte anatomischer Forschung, den Lacaze-Duthiers vor beinahe vierundzwanzig Jahren bei Beschreibung des Nervensystemes der Haliotis, und früher dem der sonderbaren Gattung Vermetus einnahm. Es musste daran gedacht werden neben der Anatomie auch der Histologie gerecht zu werden. Doch obgleich meine Untersuchungen auch bezüglich des centralen Nervensystemes abgeschlossen sind, ist mir meine Zeit so knapp bemessen, dass ich dieses Kapitel erst in einer zweiten Studie, mit möglichst kurzem Intervall, folgen lassen kann.

Ein Theil meiner die Prosobranchier betreffenden Arbeit, ist bereits vorausgeschickt worden[1].

Ich brauche hier kaum zu erwähnen, dass Professor C. Claus mir durch Verschaffung des nöthigen Materiales einerseits, andererseits durch das Gestatten mehrere Male in der zoologischen Station zu Triest längere Zeit arbeiten zu können, die Ausführung meines Vorhabens möglich machte. Innigen Dank dafür auszusprechen ist mir eine angenehme Pflicht!

Székely-Keresztúr (Siebenbürgen), im Herbste 1882.

Anatomie des Nervensystemes.

A. Fissurella.

Die erste Beschreibung des Nervensystemes der Gattung Fissurella, und zwar von der Art Fissurella maxima Sow., giebt H. v. Iherino in seinem Buche über die vergleichende Anatomie des Nervensystemes der Mollusken. Später beschrieb er in diesem Jahr-

[1] »Zur Kenntnis der Muriciden« I. Th. Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. XLV. 1882.

buche[1] das Nervensystem der F. costaria. In seiner ersten Beschreibung verkannte er das Nervensystem der Fissurella in vielen Punkten. In der zweiten Abhandlung tritt er zwar der Wahrheit näher, doch abgesehen von einigen übersehenen Thatsachen, was ja, da er der erste Autor über diesen Gegenstand ist, wohl kaum verübelt werden kann, sah er Dinge, die in der Wahrheit gar nicht vorkommen, so sind seine Pharyngealganglien weder bei F. costaria noch bei F. graeca vorhanden. Aber auch in anderen Punkten sind seine Angaben (z. B. die Angabe über die Visceralganglien) so unrichtig, dass wir bei der Beschreibung des Nervensystemes der zwei in der Adria häufigen Fissurellen die erste Beschreibung dieses Autors ganz unberücksichtigt lassen können. Denn obgleich dort über eine andere Art gehandelt wird, ist doch nicht denkbar, dass Arten derselben Gattung solche Verschiedenheiten aufweisen könnten. Zur Entschuldigung des Autors dient freilich, wie er ja selbst ehrlich zugesteht, der Umstand, dass er nur Alkoholthiere untersuchen konnte und vorher über die europäischen Arten nicht orientirt war: doch geht aus beiden Arbeiten nur zu deutlich hervor, dass er flüchtig gearbeitet und die ältere verdienstvolle Arbeit Lacaze-Duthiers über die nächststehende Gattung Haliotis nur zu wenig gewürdigt hat.

Auf seine zweite Arbeit soll bei der Beschreibung näher eingegangen werden: um jedoch weiter nicht gestört zu werden, will ich von vorn herein bemerken, dass v. Ihering's Annahme, als seien in den Nervencentren des Fußes ein »Pedalnerv« und ein primärer »Pallialnerv« neben einander gelagert vorhanden, eine bloße Illusion ist. Bereits Spengel[2] gelang es diese Behauptung Lacaze-Duthiers für Haliotis zu widerlegen. Aus unserer Beschreibung möge dann das Weitere entnommen werden und hier sei nur noch bemerkt, dass die Benennung »Pedalnerven« für die zwei langen Fußstränge der Zeugobranchier nicht statthaft ist. Diese Stränge sind vielmehr, wie dieses der histologische Abschnitt der Arbeit zeigen soll, zwei lange Ganglien, die durch mehrere Quercommissuren mit einander verbunden sind. Dabei bin ich weit entfernt in diesem Verhalten der Pedalcentren einen sekundären Zustand

[1] Band III (Beitr. z. Kenntn. d. Nervensystemes d. Amphineuren und Arthrocochliden).

[2] J. W. Spengel, Geruchsorgan und Nervensystem der Mollusken. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 35.

zu erblicken[1], denn eine solche Annahme ist nach dem Verhalten bei Placophoren und Patellen[2] widerlegt; vielmehr soll aus diesen langen Fußganglien, die wir »Fußstränge« benennen wollen, ein an primäre Zustände erinnerndes Verhalten gesucht werden. In diesem Punkte muss ich Ihering beistimmen, ohne seine hierauf bezüglichen Theorien als statthaft zu bezeichnen.

Allerdings gebraucht in seiner zweiten Beschreibung v. Ihering bereits die Benennung »Palliopedalganglien«, doch da er wieder von »primären Pedalnerven« und »primären Pallialnerven« spricht, weiß man nicht recht, wie er sich die Sache klar gelegt hat. So viel steht fest, dass er gestützt auf rein oberflächliche und bloß grobanatomische Untersuchungen, ohne jegliche Berücksichtigung der histologischen Verhältnisse, das Gefundene deutet, wie es eben seiner früher gefassten Theorie am besten zusagt. Andererseits werden wir aber auch sehen, dass die große phylogenetische Bedeutung, die v. Ihering der Gattung Fissurella beilegen möchte, durchaus unberechtigt ist.

Auf diese kurze, mir gewiss nicht angenehme Kritik von v. Ihering's Arbeiten möge die Beschreibung des Gefundenen folgen.

Cerebralganglien. Diese liegen als zwei gelbgefärbte, lange Anschwellungen, gedrungener und breiter jedoch wie die gleichnamigen Gebilde der Haliotiden, weit nach vorn lateral und etwas nach unten dem Munddarme an (Fig. 1, 2 *C*). Dabei schließen sie sich nicht ganz dem Munddache[3] an, sondern der untere Rand des jederseitigen Ganglions liegt an einigen Muskelbündeln[4] der Buccalmuskulatur. Die Längsachse des Ganglions ist nach hinten und unten gerichtet und vorne setzt es sich in die Cerebralcommissur fort, während es nach hinten und unten die Commissuren der pedalen und pleuralen[5] Centren aufnimmt. Unter diesen Commissuren und nach hinten verlängert sich das Ganglion in einen Fortsatz, welcher gleichfalls Ganglienzellen führt

[1] Wenn ich Claus recht verstehe, will er dieses auf pag. 31 seiner »Grundzüge d. Zoologie« (4. Aufl.) so auslegen.

[2] Die Pedalstränge der Patellen stimmen mit jenen der Placophoren, so sehr überein, dass eine weitere Beschreibung unnöthig erscheint.

[3] Unter Munddach verstehe ich hier bloß die Darmwand.

[4] Diese Muskelbündel ziehen nach oben und vorn und inseriren in der lateralen Wand der Schnauze.

[5] Statt Visceralganglien gebrauche ich die durch Spengel eingeführte Bezeichnung »Pleuralganglien«, wie ich dies auch anderen Orts gethan.

(Fig. 2 *y*) und zuerst von LACAZE-DUTHIERS bei Haliotis beschrieben wurde.

Das Cerebralganglion selbst zeigt, wie das Nervensystem überhaupt, wo Ganglienzellen in ihm enthalten sind, eine gelbe Färbung, welche an einzelnen Stellen, besonders wo Commissuren eintreten oder Nerven abgehen, dunkler ist. Die Commissur zwischen den zwei Cerebralganglien ist eine sehr lange.

Das jederseitige Ganglion verlassen folgende Nerven:

Aus der vorderen Spitze des Ganglions nach außen von der Commissur entspringt der starke Schnauzennerv (*1*). Er verläuft neben der Commissur, doch derselben nicht angelagert nach vorn, entfernt sich dann immer mehr von ihr, bis er mit seinen Endästen den Rüssel und die Oberlippe versorgt. Seine Endäste, vier an der Zahl, treten nur von der vorderen Fläche des Hauptstammes ab und ein fünfter, welcher die Fortsetzung des Hauptstammes darstellt, verbindet sich mit dem der anderen Seite (Fig. 1). Der Hauptstamm selbst ist also einfach gefiedert.

Hinter diesem Nerven und aus dem lateralen Rande des Ganglions entspringen zwei schwächere Nerven (2 und 3). Sie verästeln sich in der Kopfhaut, sind die »Hautnerven des Kopfes« und der hintere giebt außerdem noch einen Ramus recurrens ab (Fig. 1 *n*).

Drei andere Nerven (Fig. 2, *7*, *8*, *9*) entspringen von der oberen etwas medianen Fläche des Ganglions und sind die Nerven der Buccalmuskulatur. Alle drei Nerven versenken sich bald nach ihrem Abtritte zwischen die Muskelbündel (Fig. 1), nachdem sie sich zuvor etwas nach hinten gewendet hatten. Der erste (*7*) tritt sehr tief zwischen die Muskulatur ein und indem er sich, unter Muskelbündeln gelegen, über die obere Kante des Buccalknorpels schlägt, verästelt er sich in der medianen Muskulatur. Die anderen zwei Nerven (*8*, *9*) gehören den lateralen Muskeln an: der zweite (*8*) tritt nach vorn, während der dritte (*9*) weit nach hinten zwischen der Muskulatur verfolgt werden konnte, wo er auch endete.

Etwas lateral und aus der oberen Fläche des Ganglions entspringen der Fühlernerv (*4*) und der Sehnerv (*5*) gesondert von einander (auf Fig. 1 mit Blau). Der Fühlernerv ist der mächtigere.

Die schon erwähnte hintere Verlängerung des Ganglions (*y*) begiebt sich zwischen den Buccalmuskel und unter dem Knorpel

gelegen nach innen bis an den Boden der Mundhöhle und zerfällt daselbst in vier Äste. Einer dieser Äste, der Endast, soll nach Lacaze-Duthiers[1] bei Haliotis mit dem der anderen Seite sich verbinden und mit sonstigen Nebenästen in der unteren Rüsselwand verästeln.

Ich habe nun eine Haliotis (H. tuberculata) auch auf diesen Punkt untersucht und fand das Verhalten ganz wie bei Fissurella. Die Annahme L.-Duthiers, dass wir es hier mit Nerven der Buccalmuskulatur zu thun hätten, wird schon dadurch ausgeschlossen, dass die Nerven dem Mundboden von außen fest anliegen. Diese Nerven der gangliösen Verlängerung versorgen vielmehr jederseits die vordere laterale Fläche des Mundbodens und geben spärliche Äste auch an die Unterlippe. Da nun die Gegend hinter den Kiefern diejenige der Mundhöhle ist, wo ich die Geschmacksknospen auffand, so haben wir es hier nur mit dem Geschmacksnerven und dessen Centren zu thun. Eine Verbindung der beiderseitigen Theile ist jedoch nicht vorhanden und eventuelle Anastomosen könnten nur durch die feinsten Endäste zu Stande kommen.

Die Commissur zu den vorderen Eingeweideganglien *6* verlässt das Ganglion etwas vor dem eben erwähnten Fortsatze, demselben genähert, jedoch nicht von ihm abtretend, wie dies bei Haliotis der Fall ist.

Die jederseitige Commissur, welche die Cerebralganglien mit dem unter dem Darme gelegenen Centrum, also mit Pedal- + Pleuralganglien verbindet, besteht nach den Angaben der Autoren bei Fissurella sowohl wie bei Haliotis aus zwei Strängen. Nach v. Ihering soll bei Fissurella der äußere dieser Stränge der dickere sein und ist die Cerebrocommissural-Commissur, während der innere die Cerebropedal-Commissur darstellt[2]. Es ist auch diesem Autor gelungen[3] die Entdeckung Lacaze-Duthiers bei anderen Formen[4], wonach der Hörnerv aus dem Cerebralganglion entspringt, auch für Fissurella zu bestätigen. Er zeigte nämlich, dass der Hörnerv unten bei den Otocysten, eine kurze Strecke sich von der

[1] Er nennt sie Nn. proboscidiens inférieurs (l. c. pag. 262).

[2] Ganz unrichtig ist Ihering's Behauptung, dass sich diese zwei Commissuren bei ihrem Verlaufe um einander winden.

[3] Morpholog. Jahrbuch. Bd. III.

[4] L.-Duthiers, »Otocyste des Mollusques«. Archives de Zoologie expérimentale. Tom. I. 1872.

Cerebropedalcommissur trennen lässt, derselben von innen nur angelagert ist; später soll er jedoch mit der Commissur verschmelzen.

Gelingt es bei vorsichtiger Behandlung das untere Centrum des Nervensystemes mit möglichst langen Commissuren zu den Cerebralganglien aus dem Thiere zu präpariren und nach erfolgter Glycerinaufhellung bei schwacher Vergrößerung zu untersuchen, so bemerkt man, dass die innere dieser Commissuren zwar schmäler als die äußere ist, dass aber beide Commissuren aus einem äußeren dickeren und inneren dünneren Strange besteht (Fig. 2). Es hat sich auch ergeben, dass stets die äußeren, stärkeren Stränge der beiden Commissuren die eigentliche Commissur vorstellen. Die innere ist die Cerebropedal-Commissur, die äußere die cerebropleurale Commissur. Der ersteren nach innen angelagert lässt der Hörnerv sich (Fig. 2 *a*) bis zum Cerebralganglion von der Commissur trennen. Der cerebropleuralen Commissur[1] nach innen angelagert verläuft aber ein Strang, der seinen Ursprung dem unteren Centrum verdankt. Er verläuft bis in das Cerebralganglion, liegt in diesem, wo er sich jedoch mit demselben nicht nervös verbindet sondern aus demselben als die Commissur der vorderen Eingeweideganglien (*c*) wieder zum Vorschein tritt.

Also haben wir in der Verbindung zwischen dem unteren Centrum und den Cerebralganglien jederseits vier Stränge vor uns: den Hörnerven (Fig. 2 *a*), die Cerebropedal-Commissur (*b*), die Commissur der vorderen Eingeweideganglien (*c*) und die Cerebropleural-Commissur (*d*).

Das Eingeweidenervensystem. Diese Bezeichnung ist, wie ich bereits für die Familie der Muriciden gezeigt habe[2], vollberechtigt und kann auch bei den Zeugobranchiern gleich so gebraucht werden: vielleicht noch mit mehr Recht, denn bei der Gedrängtheit des centralen Nervensystemes der Muriciden war es ohne histologische Prüfung nicht möglich sicher zu stellen, von wo die Commissur der vorderen Eingeweideganglien ihren eigentlichen Ursprung habe. Dass sie aber mit den Cerebralganglien in Beziehung tritt, ist nicht bloß bei Prosobranchiern, sondern auch bei Opistobranchiern häufig genug beob-

[1] Cerebrocommissural-Commissur v. IHERING's.

[2] B. HALLER, »Anatomie des Nervensystemes der Muriciden«. Denkschriften d. Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. XLV. 1882.

achtet worden. Die ursprünglichsten Formen der Prosobranchier, die Zeugobranchier, sind in diesem Falle, wie eben gezeigt wurde, lehrreich genug, um mit Hilfe des Mikroskops den wahren Ursprung der Commissur zu ermitteln. Diese entspringt jederseits, wie wir sahen und noch genauer sehen werden, aus nächster Nähe der Pleuralganglien.

Diese Commissur tritt jederseits, nachdem sie aus dem Cerebralganglion getreten ist, auf die Buccalmasse, und die Verbindung zwischen Cerebralganglion und unterem Centrum von unten kreuzend, zu einer länglichen Ganglienmasse, den vorderen Eingeweideganglien.

Während wir bei den phylogenetisch jüngeren Prosobranchiern immer zwei runde und mit einander verbundene vordere Eingeweideganglien antreffen, ist bei den Zeugobranchiern und, wie wir sehen werden, auch Scutibranchiern, diese Gruppirung der Ganglienzellen zu runden Ganglien, welche durch eine rein commissurale Verbindung mit einander zusammenhängen, noch nicht eingetreten. Das Verhalten, welches wir für Fissurella gleich beschreiben wollen, erinnert an Verhältnisse wie sie Patellen und Placophoren[1] aufweisen.

Die vorderen Eingeweideganglien der Fissurella haben eine Hufeisenform, sind an den Enden dicker und werden von hier aus nach hinten schmäler (Fig. 2 *vg*), doch existirt eine äußerlich wahrnehmbare Commissur nicht, da der ganze Halbring Ganglienzellen führt.

Der schmale Abschnitt, der die verdickten Enden mit einander verbindet, liegt unter dem Darme oberhalb der Radulascheide, gerade an der Stelle wo ersterer in letztere umbiegt (Fig. 1). Die zwei verdickten Enden jeder Seite lagern dem Munddarme nach hinten und lateral an. An der Spitze des verdickten Endes tritt die Commissur jederseits in die Ganglien. Aus der Commissur selbst treten keine Nerven ab. Oberhalb der Eintrittsstelle der Commissur in das Ganglion entspringen aus letzterem zwei Nerven. Der untere dieser Nerven (Fig. 1, 2 *md* giebt gleich bei seinem Austritte aus dem Ganglion schon Äste an die laterale untere Munddecke ab, verläuft dann nach oben und vorn und versorgt das Munddach. Wir wollen ihn den Nerven des Mundhöhlendaches nennen.

[1] S. B. Haller, »Die Organisation der Chitonen der Adria«. I. (Arbeiten aus d. zoolog. Instit. d. Univ. in Wien. Bd. IV. 1882.)

Ein anderer Nerv (Fig. 1 *On*, Fig. 2 *dn*) entspringt etwas über dem letzteren, verläuft eine kurze Strecke demselben angelagert, begiebt sich dann hinter denselben nach oben; er giebt einen Ast ab, der unter der Buccaldrüse am Darme nach hinten verläuft, um in das Vorderdarmnetz überzugehen. Der Hauptstamm des Nerven versorgt die Buccaldrüse und so ist er am passendsten als Nerv der Buccaldrüse zu bezeichnen.

Unter der Commissur verlässt das Ganglion ein ziemlich starker Nerv (*t*). Dieser verläuft auf der Buccalmuskulatur, ohne jedoch Nerven an dieselbe abzugeben, nach hinten. Hier zerfällt er in zwei Endäste, von welchen der eine bis an den Kropf des Darmes zu verfolgen war, während der andere in einem über dem hinteren Ende der Buccalmuskulatur gelegenen Häutchen sich verästelte. Letzterer Nerv liegt der Buccalmuskulatur auf und wird von dem genannten Häutchen bedeckt. Dieses Häutchen legt sich lateralwärts der Körperwand an und ist nichts Anderes, als das vordere Ende des Leibeshöhlenepithels oder Peritoneums.

Lacaze-Duthiers kannte diesen Nerven bei Haliotis nicht, giebt jedoch an, dass ein Nerv die Commissur verlassend zur Buccalmuskulatur tritt.

Diese Angabe muss dahin geändert werden, dass der Nerv, den wir eben für Fissurella beschrieben haben, bei Haliotis tuberculata eine Strecke der Commissur sich anlegt, dann sich abhebt jedoch nicht zur Buccalmuskulatur tritt, sondern sich ganz so verhält wie bei Fissurella.

An der Stelle, wo die beiden Schenkel des Ganglions in das Verbindungsstück übergehen und wo die Krümmung statthat, entspringt von dem äußeren Rande jederseits der Nerv der Radulascheide (*f*). Er wendet sich an dem lateralen Rande der Radulascheide gelegen nach unten und kommt hier unter eine nach innen konkave, jederseits vorhandene Verdickung dieser Scheide[1] zu liegen. Am Ende dieser Verdickung schlägt sich der Nerv wieder etwas nach außen und verästelt sich in der Radulascheide.

Vis à vis von diesem Nerven, jedoch vom inneren Rande des Ganglions entspringend, zerfällt ein feiner Nerv (*e*) bald in mehrere Äste. Er giebt mehrere feinere Fasern an eine Erhebung der unteren Darmwand ab, welche sich hinter der Umbiegungsstelle des Darmes in die Radulascheide befindet und von einem hohen flimmernden

[1] Valvule oesophagienne postlinguale inférieure L.-D. s. pag. 297.

Epithel gebildet wird. Andere Äste dieses Nerven treten als untere Ösophagealnerven an den Plexus des Vorderdarmes. Diese Nervenäste vertreten die Stelle derjenigen Nerven, welche Lacaze-Duthiers für Haliotis als »Oesophagiens inférieurs« beschrieben hat und welche bei Fissurella als selbständige Nerven fehlen. Allerdings gelang es mir nie die Nerven bei Haliotis aufzufinden, doch soll damit nicht behauptet werden, dass sie durchaus nicht vorkommen. Lacaze-Duthiers hatte an H. lamellosa, also an der großen Art, beobachtet und ist es möglich, dass ich das bei der kleinen H. tuberculata übersah, was ihm dort klar vor Augen stand.

Der obere Ösophagealnerv (Fig. 2 *c*, Fig. 1 *cd*), aus dem inneren Rande des verdickten Ganglionschenkels, und zwar aus dessen vorderer Hälfte entspringend, verläuft Anfangs auf der lateralen Mundwand nach vorn, biegt unter der Buccaldrüse nach hinten um, giebt hier Äste an die Darmwand, die mit dem Hauptaste in den Vorderdarmplexus aufgehen.

Es liegen mir leider keine Beobachtungen darüber vor, wie die Nerven des Vorderdarmes sich zum Kopfgefäß oder der Aorta anterior verhalten. An Fissurella costaria, von der selbst die größten Exemplare noch klein genug sind um bei der Untersuchung hindernd in den Weg zu treten, konnte es mir nie gelingen das Gefäß intakt zu erhalten. Nach L.-Duthiers jedoch soll bei Haliotis jederseits ein Ast aus seinen »ns. oesoph. inférieurs« an das Gefäß[1] abgehen. Andererseits aber ist es mir bei der Familie der Muriciden[2] gelungen den Nachweis zu führen, dass die Aorta anterior stets von Darmnerven innervirt wird. Es kann also mit gutem Grunde angenommen werden, dass überhaupt bei den Vorderkiemern dieses Gefäß seine Nerven von den Darmnerven erhält.

Wir hätten nun die Nerven aus den vorderen Eingeweideganglien besprochen und gesehen, dass dieselben die Buccaldrüsen, den Darmkanal und ein Gebilde innervirten, das sich ontogenetisch als eine Ausstülpung der Darmwand anlegt[3]: die Radulascheide. Es wurde auch erwähnt, dass sich Lacaze-Duthiers geirrt hat, als

[1] Dass Lacaze-Duthiers das Kopfgefäß meint, wenn er von »vaisseau sanguin« redet, erleidet wohl keinen Zweifel, nur wird er unklar, wenn er von ihm sagt: »qui renferme la langue«. An die Radulascheide kann dabei nicht gedacht werden, da er Nerven an dieselbe vorher schon beschreibt und auch die Abbildung es klar zeigt.

[2] l. c.

[3] C. Rabl, »Über die Entwicklung der Tellerschnecke«. Morphолog. Jahrbuch. Bd. V. pag. 595.

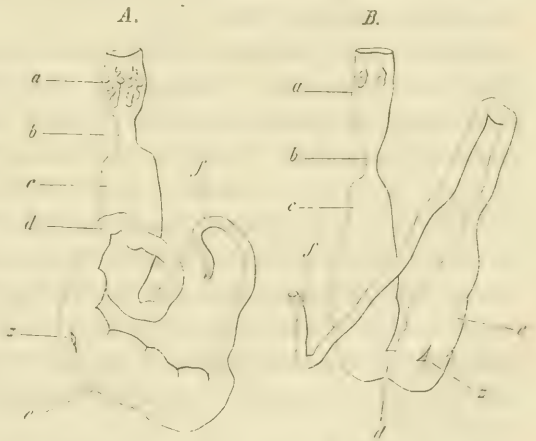
er einen Nerven bei Haliotis aus den vorderen Eingeweideganglien zur Buccalmuskulatur treten ließ.

Bevor wir auf die Beschreibung der ferneren Eingeweidenerven übergehen, soll hier zuvor auf die äußere Form des ganzen Darmtractes so wie auf seine topographischen Verhältnisse Rücksicht genommen werden, da dies bei einer weiteren Betrachtung der Innervirung vorausgesetzt werden muss.

Vom Munddarme wird noch weiter unten die Rede sein und hier sei nur bemerkt, dass sich derselbe hinter der Stelle, wo die Darmwand sich in die Radulascheide ausstülpt, in einen engen Abschnitt fortsetzt (s. Holzschn. Fig. 1 *A*). Dieser enge Abschnitt (*b*) ist sehr kurz; ihm folgt der sehr weite Kropf (*c*), welcher sich weit in die Leibeshöhle erstreckt. Etwa in der Gegend der halben Kiemenlänge geht der Kropf in einen dünnen Abschnitt (*d*) über. Letzterer bildet eine Schlinge und begiebt sich auf dem Kropfe gelegen etwas nach vorn, dreht sich dann nach links, macht abermals eine Schlinge und setzt sich nach hinten in den Magen fort. Gerade vor dem Magen in dem dünnen Abschnitt liegt ein gallertartiger Magenpfropf.

Der sehr geräumige und lange Magen (*e*) liegt hinten im Eingeweidesack, von der Leber und theilweise von der Niere bedeckt. Zuerst mit der Längsachse nach hinten gerichtet dreht er sich nach rechts und bildet so einen Halbring. In der Gegend, wo die Geschlechtsdrüse sich in ihren Ausführungsgang fortsetzt (Fig. 14), geht der Magen in einen dünnen Abschnitt (*f*) über, der sich nach vorn fortsetzt und dann nach oben und hinten umbiegt. Unter dem Herzen macht er wieder eine Biegung nach vorn und durchbohrt als Enddarm das Herz.

Fig. 1.



Darmkanal von oben. *A.* Fissurella. *B.* Haliotis. *a* Munddarm, *b* Ösophagus, *c* Kropf desselben, *d* dünner Vorderdarm, *e* Magen, *z* Mündung der Leber.

Der Darmtractus ist vorn am Kropfe von dem dunkel pigmentirten, hohen Epithel (Fig. 9) der sekundären Leibeshöhle bedeckt, das sich auf den dünnen Darmtheil oberhalb des Kropfes fortsetzt.

Zwischen Kropf und diesem dünnen Darmabschnitt verwachsen die beiderseitigen Lamellen des Leibesepithels und bilden eine Art Mesenterium. So bei Fissurella.

Bei Haliotis erstreckt sich der Kopfdarm als weiter Abschnitt weiter nach hinten als bei der vorigen Art Holzschnitt *B*, doch sind die zwei Ausbuchtungen, wie sie Lacaze-Duthiers angiebt, an demselben nicht vorhanden. Der Abschnitt zwischen Kopfdarm und Kropf ist kurz; auch der dünne Darmabschnitt, den wir bei Fissurella zwischen Kropf und Magen antrafen, ist so sehr verkürzt, dass der Kropf in den Magen sich fortzusetzen scheint.

Der Magen ist nach vorn gerichtet und liegt vom Peritoneum bedeckt nach rechts dem starken Spindelmuskel an. Der nun folgende Darmabschnitt ist sehr lang und bildet eine weit nach vorn und rechts liegende Schlinge.

Nach dieser kurzen Beschreibung des Darmkanales möge die Betrachtung der Visceralcommissuren und ihrer Ganglien folgen.

Der Pleuralganglien einstweilen nur kurz gedenkend, da ihre genauere Erörterung bei der Beschreibung der Fußstränge erfolgen soll, möge nur gesagt werden, dass die verlängerten Ganglien jederseits sich äußerlich ohne Grenzen in die Visceralcommissur fortsetzen und dabei folgendermaßen sich verhalten. Das rechte Ganglion liegt mit seiner Längsachse nach rechts und oben, seine Fortsetzung als Supraintestinalcommissur biegt jedoch am rechten lateralen Rande des Kropfes auf demselben nach links und ist in dieser Lage von einer Falte des Epithels der sekundären Leibeshöhle bedeckt. Am linken Rande des Kropfes angelangt erhebt sich die rechte Visceralcommissur nach oben und hinten, liegt hier der oberen Leibeswand an und geht in der Gegend, wo der dünne Darmabschnitt sich in den Magen fortsetzt, in ein langes spindelförmiges Ganglion, das Supraintestinalganglion, über. Dieses Ganglion (Fig. 14 *g.sp.*) liegt der oberen Leibeswand an und entsendet drei Nerven.

Der erste und lateral abtretende dieser Nerven ist stark, verläuft unter der Leibesdecke bis zum linken Schalenmuskel, durchbohrt oberhalb desselben die Leibeswand und tritt unter der Kieme an deren vorderer Wurzel in ein rundes Ganglion, das linke Kiemenganglion[1] (Fig. 14, 19 *l.kg.*).

Ein zweiter feiner Nerv aus dem Supraintestinalganglion setzt

[1] Diese Ganglien wurden von v. Ihering gänzlich übersehen.

sich zwischen der Commissur des Kiemenganglions und der Fortsetzung der Visceralcommissur entspringend (*a*), nach unten fort und tritt gerade an der Stelle an den Darm, wo der dünne ösophageale Abschnitt in den Magen übergeht.

Eine andere jedoch nicht immer vorgefundene Faser tritt an das Peritoneum.

Die Fortsetzung der Visceralcommissur verläuft der Leibeswand angelagert und vom Peritoneum bedeckt nach hinten und etwas rechts und geht unter dem Herzen in das hintere Eingeweideganglion (Abdominalganglion, Aut.) über (Fig. 14 *g. abd.*).

Die aus dem linken Pleuralganglion sich fortsetzende Subintestinalcommissur kreuzt die Supraintestinalcommissur unter dem Kropfe und begiebt sich zur rechten Körperwand. Sie ist hier überall der rechten Nackenwand angelagert, verläuft etwas nach hinten und tritt zu dem gleichfalls der Nackenwand angelagerten Subintestinalganglion (*g.sb.*). Diese Commissur ist, wie seit Ihering bekannt, kürzer als die Supraintestinalcommissur.

Das Ganglion liegt der lateralen Leibeswand an, in gleicher Höhe mit dem rechten Schalenmuskel und grenzt nach hinten an die Geschlechtsdrüse (*Gd*). Aus diesem Ganglion entspringen drei Nerven. Der erste ist die Commissur zum Kiemenganglion. Sie durchbohrt über dem Muskel die Leibeswand und ist, da das Subintestinalganglion der Kieme näher liegt als das Supraintestinalganglion, auch länger als die Commissur zum linken Kiemenganglion. Gleich neben dieser Commissur entspringt ein Nerv aus dem Ganglion, welcher, Fasern an das Epithel der Leibeshöhle abgebend, mit seinem Hauptaste sich zur Geschlechtsdrüse begiebt (*gn*), also der Genitalnerv ist.

Der dritte Nerv ist die Commissur zum hinteren Eingeweideganglion. Sie begiebt sich nach rechts und etwas hinten, liegt hier der Leibeswand an und kreuzt über der Aorta anterior gelegen dieselbe. Diese Commissur ist, wie bekannt, länger als jene der anderen Seite.

Hinteres Eingeweideganglion ist nur eines vorhanden, welches eine lange Spindelform hat und vor dem unpaaren Nierengang[1] liegt (*g.abd.*). Der Enddarm liegt unter ihm, da er der Leibeswand gleich den Commissuren anliegt. Bereits v. Ihering gelang es dieses Ganglion aufzufinden. Ich konnte drei Nerven aus ihm

[1] Niere und Genitalgang münden nach außen getrennt, erstere nach links letzterer nach rechts vom After.

austretend erkennen und da ich das Ganglion auch herauspräparirt unter Glycerin bei schwacher Vergrößerung untersuchte, konnte ich mich stets davon überzeugen, dass außer diesen und den eintretenden zwei Commissuren andere Nerven nicht vorhanden sind.

Aus der linken Hälfte des Ganglions entspringt der Nerv der Herzkammer *hn*. Bei seinem Verlauf legt er sich der Aorta anterior an, giebt ihr einen Ast ab und begiebt sich auf ihr zur Herzkammer. Zuvor tritt aus ihm ein feiner Faden an die Aorta posterior. Dieser Nerv entspricht dem hinteren Herznerven der Muriciden, den ich dort beschrieben habe[1].

Aus der Mitte des Ganglions entspringt der Darmlebernerv *gg*. Er begiebt sich, zwischen Enddarm und Aorta anterior gelegen, nach unten, theilt sich dann in zwei Äste, von welchen der eine an den Magen tritt und auch Nerven an die Leber abgiebt. Der andere tritt unter der Stelle, wo der Geschlechtsgang dem Nierengange anliegt, an das Magenende, um dasselbe und den folgenden Darmabschnitt zu versorgen.

Der dritte Nerv, der aus der rechten Spitze des Ganglions entspringt, ist der Nierennerv (*Nn*). Er verläuft nach hinten und rechts um auf der Niere angelangt in seine Endäste zu zerfallen.

Wir haben nun des Kiemenganglions zu gedenken, das auf jeder Seite der Kieme von unten gerade an der Stelle anliegt, wo sein freies Ende beginnt (Fig. 14, 19 *l.kg.*). Die Ganglien beider Seiten verhalten sich ganz gleich. Sie sind dort, wo sie der Kiemenvene nach unten anliegen, von Fasergewebe und dem Epithel der Haut bedeckt. Das Ganglion selbst ist rund und im Gegensatze zu den orangegelb gefärbten Eingeweideganglien blassgelb gefärbt.

Ein Hauptstamm aus dem Ganglion verlängert sich in das unter der Kiemenvene gelegene Sinnesorgan[2] (*t*), doch giebt er fortwährend feine Fasern an das Gefäß ab und indem er sich allmählich verdünnt hört er weit vor dem Kiemenende auf.

Aus dem oberen, der Kiemenvene zugewendeten Rande des Ganglions entspringen Nerven, welche die Vene innerviren. Der letzte dieser Äste ist sehr lang und verläuft, dem Gefäß angelagert und an dasselbe fortwährend Fasern abgebend, bis weit nach hinten.

Aus dem hinteren Ende des Ganglions und seiner Commissur anliegend entspringen vier andere Nerven. Zwei derselben sind die Ner-

[1] l. c. pag. 12.

[2] Geruchsorgan Spengel's.

ven der Vorhöfe des Herzens oder, um mit der Nomenklatur bei den Muriciden im Einklange zu bleiben, die vorderen Herznerven (*r*, *r'*). Sie verlaufen unter der Kiemenvene gelegen mit ihr und unter einander parallel, ohne jedoch Äste an das Gefäß abzugeben. An der Stelle wo die Kiemenvene in das Perikardium und den Eingeweidesack eindringt, durchbrechen beide Nerven das Perikardium. Der äußere liegt hier nach unten, der innere nach oben von der Vene. So gelagert treten sie an den Vorhof, denselben von oben und unten innervirend. Zwischen den zwei Herznerven entspringt aus dem Ganglion ein starker Nerv (*mn*), der nach hinten verläuft und den Eingeweidesack, das Peritoneum, versorgt[1]. Außer diesen Nerven tritt noch ein feiner Faden ab, den zu verfolgen mir nicht gelang.

Wir sehen also, dass das Herz auch bei Fissurella von zwei verschiedenen Seiten innervirt wird. Die Vorhöfe und die Kiemenvenen werden von Nerven versorgt, die aus ein und demselben Ganglion entspringen (Kiemenganglion), während die Herzkammer mit den Aorten vom Abdominalganglion ihre Nerven beziehen.

Die Nerven des Kiemenganglions können an frischen Objekten nicht sogleich präparirt werden, da das über den Nerven gelegene Gewebe viel zu resistent ist. Ich hob die Kieme sammt Umgebung ab und legte das Objekt für 1 — 2 Tage in eine Mischung von Glycerin, Salpetersäure und Wasser (1 : 0,5 : 2). Nachdem sich die Gewebe auf diese Art gelockert hatten, konnte ich mit einiger Mühe das Freipräpariren unter dem Präparirmikroskop vornehmen. Nebenbei sei bemerkt, dass die Nerven auf den Vorhöfen in Fig. 19 der Deutlichkeit halber etwas zu stark gezeichnet sind.

Pedalstränge, Centren der Commissuren zu dem Cerebralganglion und die Pleuralganglien.

Iherıng verkannte sowohl die Pedalstränge als auch die mit ihnen nervös eng zusammenhängenden und von ihnen weder äußerlich noch histologisch streng scheidbaren Centren der Commissuren und

[1] Bei Chiton habe ich im Peritoneum eigenartige Ganglienzellen auffinden können (s. l. c. pag. 17).

Eingeweidenerven gänzlich. Gestützt auf rein äußerliche Betrachtung, die allerdings auch oberflächlich genug war, spricht er von seinen »sekundären Palliopedalganglien« und der Quercommissur zwischen ihnen, welche Commissur »durch ihre weiße Farbe sich scharf abhebt von der unter ihr liegenden Ganglienmasse, welche eine dunkelgelbe Färbung aufweist«. Nach v. Ihering soll der Nervenstrang des Fußes durchaus nicht den Charakter eines mit Ganglienzellen versehenen Nervencentrums darstellen, sondern seine »Palliopedalganglien« sind, so weit man den Autor überhaupt verstehen kann, gesondert und, wie eben erwähnt, durch eine Commissur mit einander verbunden. Die Palliopedalstränge sind aber nach ihm jederseits zwei an einander gelagerte Nerven. Zu innerst liegt der »primäre Pedalnerv«, nach außen der »primäre Pallialnerv«. Erstere sind durch Quercommissuren, elf an Zahl, mit einander verbunden, während die jederseitigen »primären Pallialnerven« sich durch eine Commissur hinten vereinigen.

Es ist kaum der Mühe werth, sich hier weiter mit v. Ihering's Angaben zu befassen und es möge dem Leser überlassen bleiben, am Schlusse meiner Beschreibung durch Vergleich mit der Ihering'schen Arbeit sich über dessen Untersuchungen eine Meinung zu bilden.

Die Pedalstränge sind zwei lange, solide Ganglienmassen (Fig. 2) von ein sechstel Fußlänge (Fig. 8). Sie liegen nicht in der Muskulatur des Fußes, wie dieses bei den Placophoren und den Patellen der Fall ist, und beim Mangel eines Spindelmuskels sind sie auch von einem solchen nicht bedeckt, wie dieses bei Formen, die einen Spindelmuskel aufweisen, der Fall sein kann (Haliotis, Trochiden, Paludinen). Sie liegen auf dem Fuße, bedeckt von einer dünnen Lage von Muskelfasern, die Quer- und Längsfasern zeigt. Diese Muskellage dient zugleich als Unterlage für das stark braun pigmentirte Leibeshöhlenepithel.

Die Pedalstränge sind im Verhältnisse zum Körper kurz und erreichen so nicht die hintere Hälfte des Leibesraumes (Fig. 8).

Nach vorsichtiger Entfernung des Leibeshöhlenepithels, am besten mit einem Pinsel, können die zwei Pedalstränge gesehen werden. Zu ihrem Studium reicht es nicht aus sie in situ zu beobachten, sondern dieselben müssen vorsichtig herausgehoben, auf einen Objektträger gebracht und in Glycerin aufgehellt werden. Auch ganz frische Objekte auf diese Weise unter dem Mikroskop bei schwacher

Vergrößerung betrachtet, zeigen Manches, was in situ unkenntlich ist.

Vorne verdicken sich die zwei Pedalstränge und vereinigen sich mit einander. Diese Vereinigung geschieht aber nicht durch eine äußere Commissur, sondern durch eine innere, über und unter welcher Ganglienzellen liegen (Fig. 2 *v.q.*). Wir wollen sie die vordere Querfaserung nennen.

Es ist schwer eine richtige Beschreibung der Verhältnisse zu geben, wie sie die Pedalstränge vorn aufweisen, und wenn ich auch recht gut weiß, dass nach dem rein histologischen Verhalten eine Scheidung in einzelne Theile, wie Pleuralganglien etc. nicht möglich ist, so muss eine solche von jenem Gesichtspunkte aus betrachtet, doch geschehen: dass der vordere verwachsene Theil der Pedalstränge, wenn nicht ausschließlich, doch hauptsächlich das Centrum für die Commissuren zu den Cerebralganglien und der großen Eingeweidenerven in sich schließt. Wir wollen aus dem erwähnten Grunde den vorderen verwachsenen Abschnitt der Pedalstränge als ihren Pleurocerebraltheil bezeichnen. Inmitten von ihm liegt die vordere Querfaserung. Nach vorne spaltet sich jederseits der Pleurocerebraltheil in einen oberen und einen unteren Abschnitt. Der obere ist derjenige Theil des Nervensystemes, welcher bei jüngeren Formen der Prosobranchier (auch bei Opisthobranchiern) sich von dem Pedalganglion gangliös gesondert hat und nunmehr nur durch eine Commissur sowohl mit ihm, als durch eine andere mit dem Cerebralganglion verbunden ist. Er wird als Commissuralganglion (v. Ihering) oder besser Pleuralganglion (Spengel) bezeichnet.

Wir wollen auch hier die Benennung »Pleuralganglien« beibehalten, wobei jedoch stets vor Augen schweben muss, dass die Bezeichnung »Ganglion« nur ein Hinweis darauf ist, dass wir es mit einem Gebilde zu thun haben, welches im Laufe der Phylogenie sich zu solchem sondern kann, bei Zeugobranchiern jedoch mit den Pedalsträngen innig verbunden ist.

Die länglich spindelförmigen Pleuralganglien sind nicht gleich stark, sondern das linke (*l.pg.*) ist etwas länger und wenig massiger als das rechte (*r.pg.*). Beide sind bis zu der Stelle, wo sie in die Eingeweidecommissuren übergehen, orange gefärbt, welche Färbung von den cortical gelegenen Ganglienzellen herrührt.

Das rechte Ganglion (Fig. 2) legt sich nach rechts der Leibeswand an, und der aus ihm sich fortsetzende Strang ist die

Supraintestinalcommissur (*c.sp.*). Das linke Ganglion erhebt sich nach rechts und vorn, legt sich so nach rechts um (*r.pg.*), so dass auf diese Weise seine obere Fläche in situ der unteren Fläche des rechten Ganglions entspricht. Ihre Fortsetzung wird zur Subintestinalcommissur (*c.sb.*).

Ich sagte schon, dass der Pleurocerebraltheil nach vorn sich jederseits spaltet und eben behandelten wir die obere dieser Hälften als Pleuralganglion. Aus der unteren Hälfte (*u*) gehen als direkte Fortsetzung des gangliösen Abschnittes die zwei Commissuren zu dem Cerebralganglion hervor, so wie die Commissur zu dem vorderen Eingeweideganglion. Die äußerliche Grenze des Anfangs dieser Commissuren ist durch das Aufhören der gelben Färbung markirt.

Auf der rechten Seite entspringt anscheinend aus dem Winkel zwischen Pleuralganglion und der eben erwähnten vorderen Spitze des Pedalstranges der rechte Mantelnerv (*r.pn.*). Auf der linken Seite entspringt der Mantelnerv scheinbar aus einer tieferen Stelle, mehr dem unteren Ende des linken Pleuralganglions genähert (*l.pn.*). Dieses verschiedene Verhalten der beiderseitigen Mantelnerven, welches schon von Ihering bekannt war, wird jedoch als ein sekundäres aufzufassen sein. Ich habe oben schon erwähnt, dass das linke Ganglion sich nach rechts umlegt; durch diese Lageveränderung des Ganglions musste offenbar bedingt werden, dass der Mantelnerv auf der rechten Seite noch eine Strecke nach seinem Ursprunge sich seiner Unterlage fest anlegt, auf der linken Seite aber aus dieser letzterwähnten Lagerung sich abgelöst hat. Der Mantelnerv begiebt sich jederseits nach oben, um am Grunde des Mantelrandes sich einbohrend in demselben sein Endgebiet zu finden (Fig. 8).

Die hinter der vorderen Querfaserung von einander gesonderten Pedalstränge[1] liegen etwas aus einander, und jeder ist etwas nach außen

[1] Hier möge der eigenthümlichen Färbung des centralen Nervensystemes gedacht werden. Man kann nämlich an ihm stellenweise hellere und dunklere Färbung unterscheiden. Wie bekannt, sind die Ganglienzellen durch gelbes Pigment ausgezeichnet; wo sich nun Ganglienzellen in größerer Anzahl finden, resp. vielschichtig über einander liegen, wird naturgemäß eine dunklere Färbung zur Beobachtung kommen müssen. Dieses zeigt sich sowohl an den Cerebral- wie vorderen Eingeweideganglien; nicht weniger an den anderen Ganglien. Nur die Kiemenganglien machen eine Ausnahme, sie sind einförmig blass gefärbt, da nur eine einzige Ganglienzellenschicht die Rinde bildet. Am schönsten sieht man jedoch diese verschiedene Färbung an den Pedalsträngen. Doch möchte ich den Leser vor einer weiteren Beschreibung bewahren und auf die Abbildung verweisen.

gebogen, so dass die konkave Seite nach innen sieht. Ihre Gestalt ist somit etwas leierförmig (Fig. 2). Die einzelnen Pedalstränge sind nicht platt, sondern im Querschnitte oval, wobei die lange Achse des Ovoides nach oben und etwas nach außen gerichtet ist.

So verlaufen die Pedalstränge nach hinten, um sich schließlich vor ihrem Ende transversal zu verbinden (*h.q.*). Während die anderen Verbindungen der Pedalstränge äußere Commissuren vorstellen, das heißt Querstränge rein faseriger Natur, kann letzterwähnte Verbindung nicht mit demselben Rechte »Commissur« genannt werden. Sie wird kontinuirlich nach allen Seiten von Ganglienzellen umgeben und weist nur im Inneren eine Querfaserung auf, wie dieses bei Erörterung der Histologie genauer beschrieben werden soll. Wir wollen diese innere Faserung die hintere Querfaserung[1] der Pedalstränge nennen. Sie liegt ganz konstant zwischen der neunten und zehnten Commissur.

Mit dieser hinteren Querfaserung hören jedoch die Pedalstränge noch nicht auf, sondern setzen sich noch hinter ihr, sich noch immer mehr zuspitzend, eine kurze Strecke fort.

Die Pedalstränge sind, wie seit v. Ihering bekannt ist, mit einander durch Quercommissuren verbunden. Ich finde solcher Commissuren, d. h. solcher Verbindungen, die nur Nervenfasern führen, zehn, welche Zahl für Fissurella costaria ganz konstant ist.

Die erste liegt bald hinter der vorderen Querfaserung und die anderen folgen ihr in ziemlich gleichen Abständen. Da, wie oben gesagt wurde, die Pedalstränge in situ nicht gerade sind, sondern sich etwas nach innen biegen, so sind ihre Commissuren nicht von gleicher Länge (Fig. 2). Bis etwa zur fünften Commissur nimmt ihre Länge zu, um von hier wieder abzunehmen. Die hintersten Commissuren sind also kürzer als die vorderen.

Die letzte oder zehnte Commissur hat nicht immer dieselbe Lage: einmal verbindet sie die hinter der hinteren Querfaserung gelegenen verjüngten Enden der Stränge, wie dieses unsere Figur darstellt, während ein ander Mal sie unter die Querfaserung zu liegen kommt.

Die breitesten dieser Verbindungen sind 1,30 mm dick, also viel breiter als die gleichen Commissuren der Haliotis und der Trochiden. Man kann, wie auch v. Ihering, öfter beobachten, dass aus der Mitte einer dieser Commissuren, oder, wie in

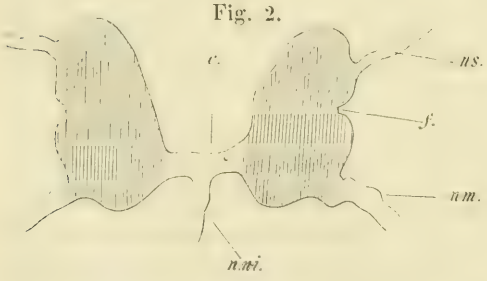
[1] v. Ihering glaubte in dieser hinteren Verbindung die Vereinigung seiner weiland »primären Pallialnerven« zu erblicken.

den meisten Fällen, aus ihrem ersten Drittel ein Nerv (*n.mi.*) abtritt. Aus der ersten Commissur konnte ich diesen Nerven nie abtreten sehen, meistens ist es die 2. bis 7., welche diesen Nerven abgiebt. Auch die zehnte Commissur besitzt ihn nicht. Dieser starke Nerv begiebt sich inmitten und nach unten in die Fußsohle. Wir werden seiner noch weiter unten zu gedenken haben. Die Pedalstränge werden etwa zwischen zweiter und dritter Commissur durch ein unpaares fibröses Querband an ihre Unterlage befestigt (Fig. 8 *t*).

Bevor wir auf die Nerven der Pedalstränge uns weiter einlassen, mögen hier einige Messungen mitgetheilt werden, die ich an den Pedalsträngen eines großen Exemplares von Fissurella costaria vorgenommen habe. Ich theile diese mit, da sie, wie wir sehen werden, bei der Vergleichung der Pedalstränge der Fissurellen mit denen der Haliotis und Trochidn von einigem Werthe sein werden. Die jederseitigen Pedalstränge messen von der vorderen Querfaserung an bis zu ihrem Ende gerechnet 78 mm. Ihre Breite gleich hinter der vorderen Querfaserung beträgt 6,76 mm; dieselbe zwischen der ersten bis neunten Commissur 5,20 mm. Die Breite einer Commissur schwankt zwischen 0,65 und 1,30 mm.

Wir wollen nun auf die Nerven der Pedalstränge weiter eingehen und auch noch Einiges über die Pedalstränge sagen, was hier besser erörtert werden kann. Von vorne nach hinten wird lateralwärts der jederseitige Pedalstrang von einer seichten Längsfurche in eine obere und untere Partie geschieden. Diese Längsfurche (Holzschnitt Fig. 2 *f*), welche wir die Lateralfurche des Pedalstranges nennen wollen, setzt sich nach hinten bis zum Ende des Stranges fort und geht nach vorne auch auf den Pleurocerebraltheil über; sie endet vorne mit der Spaltung dieses Abschnittes in Pleuralganglion und Wurzel der Commissuren.

Fig. 2.



Oberhalb dieser Furche, jedoch nicht aus der oberen, sondern der lateralen Fläche des Stranges, tritt in bestimmten Abständen ein Nerv ab (Holzschnitt 2 und Fig. 2 *ns*). Wir wollen diese Nerven, deren Zahl an jedem Strange 22 bis 24 betragen dürfte, die Lateralnerven nennen, da sie die laterale Körperwand so wie die Seitenorgane

versorgen. Bald nachdem dieser Nerv abgetreten ist liegt er, von einer dünnen Muskelschicht bedeckt, welche das Epithel der Leibeshöhle trägt, dem Fuße auf, und begiebt sich so zur lateralen Körperwand, ohne vorher Äste abgegeben zu haben. Nachdem er sich in die Körperwand eingebohrt, zerfällt er in zwei Endäste, von welchen der untere in das Ganglion je eines Seitenorganes sich begiebt (s. pag. 45), während der obere in der lateralen Körperwand sich verästelt (Fig. 8 rechts); die vorderen dieser Nerven geben auch Äste an die jederseitigen Schalenmuskeln, welche aus der lateralen Leibeswand entstanden sind, ab.

Von diesem Verhalten kann man sich sowohl an guten Totalpräparaten, die mit etwas Essigsäure behandelt wurden, als auch an Querschnitten durch die Körperwand, die den Nerven getroffen haben, überzeugen.

Der Lateralnerv ist, wie die meisten Nerven der Schnecken, ein centripetal und centrifugal leitender, wie dieses im Kapitel über das Seitenorgan gezeigt werden soll.

Aus der unteren Hälfte des Lateralstranges entspringen starke Nerven (Fig. 2 *nm* und Holzschnitt Fig. 2) in gleicher Zahl wie die vorigen, entsprechen jedoch nicht immer einem Lateralnerven, vielmehr wechseln sie oft in ihrem Abtreten mit jenen ab. Diese Nerven sind stärker als die Lateralnerven. Da sie den Fuß zu versorgen haben, wollen wir sie paarige Fußnerven nennen, im Gegensatze zum unpaaren, auf welchen wir gleich zu sprechen kommen. Sie treten gleich nach ihrem Abgange aus dem Strange in die Fußmuskulatur ein und indem sie sich hier verästeln gehen ihre medianen Äste Anastomosen mit den Ästen des unpaaren Fußnerven ein.

Die unpaaren Fußnerven (*n.mi.*) sind bereits von v. Ihering als je ein aus den Commissuren der Pedalstränge abtretender starker Nerv erkannt worden. Er tritt median in den Fuß, ihn versorgend, und geht die oben erwähnten Anastomosen ein. Er verlässt die Commissur nicht immer in ihrer Mitte, vielmehr konnte in den meisten Fällen sein Abtreten nach der einen Seite verschoben beobachtet werden. Andere Nerven treten aus den Pedalsträngen nicht ab. Wie ist aber nun dieser unpaare Nerv, der den übrigen Formen fehlt, eigentlich aufzufassen? Wir werden bei Haliotis und Trochiden sehen, wie ich dies schon bei Chitonen konstatiren konnte[1], dass aus dem jederseitigen Pedalstrange nicht zwei, son-

[1] l. c. pag. 13.

dern drei Nerven abtreten: ein oberer, ein mittlerer und ein innerer. Dieser innere Nerv, der stets unter einer Commissur gelegen aus dem Pedalstrange austritt, fehlt bei Fissurella. Er ist ein schwacher Nerv, während der unpaare aus der Commissur tretende Nerv der Fissurella äußerst stark ist.

Sehen wir nun wie sich der innere Fußnerv in seiner Verbreitung verhält: man kann an Querschnitten stets seine Anastomosen mit dem mittleren Fußnerven auffinden, wie diese ja auch die Äste des unpaaren Fußnerven mit denen des paarigen bei Fissurella eingehen. Um uns kurz zu fassen, ist dieser unpaare Nerv der Fissurella nichts Anderes, als die Vereinigung der jederseitigen inneren Fußnerven der Haliotis etc., welche bei der starken Koncentration der Pedalstränge der Fissurella sich der Commissur anlagerten, und auf einander stoßend, gemeinschaftlich in den Fuß treten. Hierfür spricht auch ihr Ursprung. Auch bei Turbo sind sie mir bekannt geworden: hier lagerten die jederseitigen inneren Fußnerven eine kurze Strecke der Commissur an.

B. Haliotis.

Der Lacaze-Duthiers'schen Arbeit[1] habe ich nur Einiges beizufügen resp. an ihr zu berichtigen. Diese Berichtigungen beziehen sich hauptsächlich auf das Pedalnervensystem und werden dort Erörterung finden. Hier möchte ich nur erwähnen, dass ich, gleich wie bei Fissurella, auch hier jederseits vier Stränge in der Commissur zum Cerebralganglion auffinden konnte. Dann habe ich bereits bei Fissurella darauf hingewiesen, dass der nach innen und unten sich wendende gangliöse Truncus aus dem Cerebralganglion auch bei Haliotis nicht die Buccalmuskulatur innervirt, sondern mit seinen Nerven theilweise die Unterlippe versorgt, theilweise Äste an die später zu besprechenden Geschmacksbecher im Munde abgiebt.

Nach Lacaze-Duthiers sollen aus der Commissur der Cerebralganglien Nerven an die Schnauze abgehen. Dieses ist jedoch, nach dem was wir von Fissurella und Trochiden wissen, so zu verstehen, dass der bei Fissurella frei gelegene Schnauzennerv sich bei Haliotis mit seinem Hauptstamme der Cerebralcommissur fest anlagert, so dass auf diese Weise seine Äste scheinbar aus der Commissur abtreten.

[1] »Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide.« Ann. sc. nat. Tome XII. 1859.

Aus den vorderen Eingeweideganglien treten nie Nerven an die Buccalmuskulatur, sondern die von Lacaze-Duthiers als solche beschriebenen Nerven gehören dem Peritoneum an, was ich auch bei Fissurella, Trochiden und Placophoren feststellen konnte. Im Übrigen verhält sich Alles wie bei Fissurella und den Trochiden.

Über das Eingeweidenervensystem sei weiter bemerkt, dass ein wenigstens äußerlich sichtbares Supra- und Subintestinalganglion fehlt, dass die Verhältnisse, abgesehen von der bilateralen Symmetrie wie bei Trochiden sich darstellen. Man findet nämlich, dass sowohl Supra- als Subintestinal-Commissur unterhalb der jederseitigen Kieme sich spaltet. Der vordere Ast ist die Commissur zum Branchialganglion, welche auf der rechten Seite kürzer ist, als auf der linken; der hintere Ast ist jederseits die Fortsetzung der Commissur selbst. Die Fortsetzung der Commissur tritt aber als Ast des gemeinsamen Stammes ab und ist somit nicht ein rückläufiger Nerv aus dem Branchialganglion, wie dieses Lacaze-Duthiers angiebt. Der starke Nerv aus dem jederseitigen Branchialganglion, welcher nach Lacaze Duthiers den Mantel innerviren soll, gehört in Wirklichkeit, wie ich mich überzeugen konnte, dem Peritoneum an. Sonst verhalten sich die Nerven des Eingeweidenervensystemes ganz wie bei Fissurella, mit dem Unterschiede, dass die aus dem Supra- und Subintestinalganglion abtretenden Nerven bei Haliotis die Commissur selbst verlassen.

Pedalstränge, Centren der Commissuren zu den Cerebralganglien und die Pleuralganglien. Die Pedalstränge der Haliotis wurden von Lacaze-Duthiers als jederseits zwei neben einander gelagerte Nerven aufgefasst. Die inneren dieser Nerven sollen die wirklichen Fußnerven sein, und sind unter einander durch mehrere Quercommissuren verbunden. Ihering tritt dieser zuerst von Lacaze-Duthiers ausgesprochenen Auffassung bei und nennt die Pedalstränge »Nerven«, die eben keine Ganglienzellen führen. Den Pedalnerven soll dann lateralwärts der »primäre Pallialnerv«, ähnlich wie bei Fissurella, angelagert sein. J. W. Spengel[1], der einen Querschnitt des Fußes der Haliotis abbildet, findet die im Fuße gelegenen Stränge jederseits einfach.

In der That sind diese Stränge jederseits nur einer vorhanden

[1] Das Nervensystem und Geruchsorgan der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXXV.

und denen der Fissurella ähnlich nicht einfache Nerven, sondern Stränge gangliöser Natur (Fig. 7), die im Wesentlichen die gleiche histologische Zusammensetzung zeigen, wie die Pedalstränge im Allgemeinen: zu äußerst liegen die Ganglienzellen, während inmitten der Stränge ein Netzwerk von Nervenfasern sich findet.

Eben so wie bei Fissurella können wir auch hier nicht von Pleuralganglien in dem Sinne sprechen, wie bei den jüngeren Vertretern der Vorderkiemer. Die vorderen, mit einander verwachsenen Abschnitte der Pedalstränge bezeichnen wir auch hier als Pleurocerebraltheil derselben. Die vordere Querfaserung liegt ähnlich wie bei Fissurella im Inneren des Pleurocerebraltheiles, doch ist sie hier nicht so schön durchscheinend. Nach vorne spaltet sich dieser letztere Abschnitt in die Pleuralganglien (*r.pg.*, *l.pg.*) und in einen unteren Abschnitt, aus welchem die Commissuren zu den Cerebralganglien und vorderen Eingeweideganglien hervorgehen. Die Pleuralganglien sind zwar weniger mächtig, als die der Fissurella, jedoch bedeutend länger und auch hier gehen sie ohne äußerliche Grenzen in die Eingeweidecommissuren über.

Hinter und unter den Pleuralganglien entspringt jederseits der mächtige Mantelnerv (*l.pn.*, *r.pl.*). Er zeigt auch hier rechterseits dasselbe Verhalten, wie links bei Fissurella, indem er dem Pleuralganglion nicht angelagert ist.

Die Pedalstränge der Haliotis sind sehr lang und ihr Ende erreicht fast das Ende der Fußsohle. Sie sind dünn und liegen weit aus einander. Auch hier behalten sie eine Leierform, indem sie sich ihrem Ende nähernd stärker an einander rücken (Fig. 7). Die Verbindungen zwischen den zwei Pedalsträngen wurden von Lacaze-Duthiers als einfache Quercommissuren beschrieben. In den meisten Fällen findet man wirklich Querverbindungen von dem einen Strange zum anderen ziehen, doch sind sie nicht immer gleich mächtig, sondern unter ziemlich gleich starken findet man auch stärkere. Auch ist es ein öfter von mir beobachteter Fall, dass eine dieser Verbindungen aus dem einen Strange mit zwei Wurzeln abtritt, während sie auf der anderen Seite einfach ist. Dann erkennt man auch Verbindungen zwischen zwei Commissuren. Häufig kommt es auch vor, dass zwei einfache Querverbindungen sich ganz dicht an einander lagern, wie denn der Abstand zwischen zwei Commissuren nicht immer derselbe ist, sondern zwischen weiten Grenzen schwankt. Eine hin-

tere Querfaserung fehlt den Pedalsträngen der Haliotis. Die Zahl der Verbindungen zwischen den zwei Pedalsträngen beträgt 31—32, also ähnlich wie bei den Trochiden.

Die aus dem jederseitigen Pedalstrange tretenden Nerven verhalten sich wie folgt: Oberhalb der auch hier bestehenden Lateralfurche verlässt den Strang der Lateralnerv (*n. n'*): er begiebt sich unter dem Spindelmuskel gelegen weiter in die Muskulatur der lateralen Körperwand und versorgt neben dieser noch den Randsaum am Körper der Haliotiden; auch die Schalenmuskeln erhalten von ihnen Äste. Lacaze-Duthiers hat die Verbreitungsweise der Nerven in diesem Saume genau beschrieben und auch der kleinen dort liegenden Ganglien erwähnt. Nach dem Verhalten bei Fissurella und Trochiden möchte man wohl mit Recht annehmen, dass sich in diesem Saume außer den Seitentastern auch die Seitenorgane fänden. Die Komplicirtheit dieses Saumes gestattete mir bis jetzt noch nicht die Seitenorgane aufzufinden.

Ein unterhalb der Seitenfurche entspringender mächtiger Nerv ist der äußere Fußnerv (*m. m'*). Er verhält sich wie bei Fissurella. Der innere Fußnerv konnte an unserer Abbildung nicht wiedergegeben werden. Er verlässt den Strang unterhalb der Austrittsstelle in unmittelbarer Nähe einer Commissur.

C. Turbo.

Als Repräsentanten der Trochiden wählte ich Turbo rugosus Lam. und beschreibe dessen Nervensystem mit der Bemerkung, dass das Nervensystem von Trochus zizyphinus in jeder Beziehung dem des Turbo gleich ist. Ich habe diese Trochusart eben so eingehend auf ihr Nervensystem untersucht wie Turbo, besitze auch die diesbezüglichen Abbildungen, gebe sie hier jedoch, um Wiederholungen zu entgehen, nicht wieder. Die anatomischen Verschiedenheiten zwischen diesen zwei Gattungen beziehen sich im Allgemeinen nur auf untergeordnete Merkmale. Ich werde hier also nur diejenigen Punkte besprechen, worin Trochiden von den Zeugobranchiern abweichen.

Bei Turbo sind gleich den vorher besprochenen Formen die vier Stränge in den Commissuren zu den Cerebralganglien nachweisbar. Von diesen ist der Nerv der Otocyste noch schöner wie bei den früher besprochenen Formen zu erkennen, wie er das jederseits sehr große Gehörorgan erreicht. Nach vorne wird jede Otocyste von einem Strange Bindegewebe konischer Form an die Körperwand befe-

stigt[1] und von den jederseitigen Sinnesorganen lateralwärts gelegen verlässt den Cerebropedaltheil der Nerv, dessen ich bei Fissurella als Nervus supraradularis (*n.sr.*) erwähnte, er begiebt sich zwischen den zwei Buccalknorpeln zum unterhalb der Radula gelegenen Höcker.

Die Cerebralganglien sind von etwas dreieckiger Gestalt (Fig. 3 *C*). Bemerkenswerth ist an denselben, dass der Schnauzennerv aus jedem Ganglion doppelt hervortritt (*i*) und sich, ohne der Commissur zwischen den Cerebralganglien anzulagern, verästelt.

Als eine Eigenthümlichkeit fand ich für Turbo das Verhalten der Commissuren der vorderen Eingeweideganglien zu den Cerebralganglien. Bei Zeugobranchiern sahen wir, dass diese Commissur mit dem Cerebralganglion in Beziehung tritt; wie ich jedoch schon dort erörterte, geht sie keine nervöse Verbindung mit dem Cerebralganglion ein, sondern durchsetzt nur dasselbe, um aus dem gangliösen Stamm wieder abzutreten. Bei Turbo verläuft diese Commissur in den meisten Fällen gar nicht bis zu den Cerebralganglien, sondern biegt vorher in das vordere Eingeweideganglion um (Fig. 3 *c*). Nur in selteneren Fällen erreicht die Commissur das Ganglion, liegt ihm dann an, ohne sich in es einzusenken und ist stets mit einiger Vorsicht vom Ganglion abzuheben. Dieses Verhalten der Commissuren der vorderen Eingeweideganglien ist von großer Tragweite für die Betrachtung des Eingeweide-Nervensystemes der Schnecken, dessen Unabhängigkeit vom Cerebralganglion immer mehr sich ausprägt[2]. Das Verhalten, wie wir es bei den Zeugobranchiern antreffen, ist allerdings primär, dass jedoch jenes Verhalten, wie schon vom histologischen Standpunkte klar, von keiner Wesenheit ist, dafür sprechen die Trochiden und auch Muriciden[3]. Allerdings wissen wir, dass manchen jüngeren Formen der Prosobranchier so wie den Opisthobranchiern dasselbe Verhalten wie den Zeugobranchiern zukömmt. Dem übrigen Verhalten der Cerebralganglien etc. habe ich nichts beizufügen, und die Abbildung (Fig. 3) möge der beste Sprecher sein.

Das rechte Pleuralganglion legt sich nach rechts der Körperwand an und geht in die plötzlich nach links auf den Kropf sich umbiegende Supraintestinal-Commissur über Fig. 10 *c.sp.*). Die

[1] Auch bei Haliotis, nicht jedoch bei Fissurella.

[2] Nach Georg Walter würden die Commissuren der vorderen Eingeweideganglien auch bei Limnaeus stagnalis ihren Ursprung aus dem Pedalganglion haben (s. Mikroskopische Studien über das centrale Nervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863. Taf. IV Fig. 1).

[3] l. c.

Commissur liegt hier nicht direkt dem Kropfe an, sondern ist von einer Falte des schwarz pigmentirten Leibeshöhlenepithels förmlich umhüllt[1]. In dieser ihrer Lage erreicht die Commissur die linke Leibeswand und durchbohrt dieselbe scheinbar; bevor dieses jedoch geschehen, tritt aus der Commissur ein starker Nerv (*p*), welcher sich auf dem Kropfe bis zu der Stelle wo derselbe in den dünnen Vorderdarmabschnitt übergeht, verästelt. Dann erst tritt die Commissur, wie wir noch erörtern werden, scheinbar aus der primären Leibeshöhlung, wo sie ja bis jetzt gelegen ist, aus und spaltet sich, ohne vorher in ein Supraintestinal-Ganglion sich verdickt zu haben, etwas entfernt, jedoch in gleicher Richtung mit dem Geruchsorgan SPENGEL, in zwei Äste. Der erste Ast tritt in das Kiemenganglion (*Kg*) ein, welches als ein bei Trochiden stark entwickeltes Gebilde an der vorderen Wurzel der Kieme und somit auch an der Wurzel des Sinnesorganes gelegen ist. Wir werden seiner und seiner Nerven noch weiter unten zu gedenken haben.

Der zweite Ast der Commissur verläuft als die Fortsetzung derselben nach hinten und wendet sich vor der Herzgegend nach innen. Bevor er diese Wendung macht, giebt er zwei Nerven ab (*n*, *n'*), welche mit der Kiemenvene zum linken Vorhofe des Herzens sich begeben, den sie allein innerviren. Diese Nerven sind somit die vorderen Herznerven[2]. Nachdem die Fortsetzung der Supraintestinal-Commissur nach dem Abgange der eben besprochenen Nerven sich nach innen gewendet hat, erreicht sie das hintere Eingeweideganglion. Wir wollen seiner später gedenken und nun das Verhalten der Supraintestinal-Commissur besprechen. Diese, als die Fortsetzung des etwas nach rechts gewendeten linken Pleuralganglion, lagert unter dem Kropfe (*c.sb.*), überdeckt von einer Falte des Epithels der sekundären Leibeshöhle. Ihr Verlauf ist bis zu der Stelle, wo die Schlinge des dünnen Vorderdarmabschnittes sich findet, nahezu gerade. Von hier an wendet sie sich etwas auswärts und indem sie sich alsdann nach innen und oben gebogen hat, senkt sie sich in das hintere

[1] Hinter der Commissur legt sich die bei Trochiden sehr lange Radula von rechts nach links über den Kropf und muss, bevor man an das Aufsuchen der Commissur geht, sammt ihrer Scheide entfernt werden.

[2] Ich habe, um die Vermehrung der Abbildungen zu vermeiden, das Bild ihrer Lagerung an der Eintrittsstelle in das Perikard nicht gezeichnet, da es ein ganz ähnliches Verhältnis wie bei Fissurella darbietet.

Eingeweideganglion ein. Ein äußerlich sichtbares Subintestinal-Ganglion fehlt also gleichfalls.

Ich habe aus dieser Commissur nirgends Nerven abtreten sehen, es sei denn, das der Nerv der rudimentären rechten Kieme (*Z* [1] so zart ist, dass ich ihn übersehen hätte. Jedenfalls fehlt ein stärkerer Nerv für dieses Gebilde eben so wie ein Ganglion.

Das hintere Eingeweideganglion (*g.ab.*) ist in der primären Form als eine spindelförmige, etwas lange Verdickung vorhanden und hat seine Lagerung an der Stelle, wo der Enddarm, welchem es angelagert ist, nach rechts und außen umbiegt. Aus seiner inneren Fläche tritt außer dem Nerven der Herzkammer noch einer an Magen und Leber. Sein rechtes Ende verlassend tritt der Genitalnerv nach unten an die Geschlechtsdrüse.

Aus der oberen Fläche des Ganglions treten zwei, am Anfange

---

[1] Ich möchte vorläufig dieses Gebildes gedenken. Es liegt als ein äußerlich etwa der Lunge der Pulmonaten vergleichbares Faltennetz dem langen Enddarme nach außen und rechts fest an, und besteht aus einer mittleren langen Falte, der rechts und links die Falten des Netzes anliegen. Die Achse der langen Falte verläuft parallel mit dem Enddarme.

Um die Topographie dieser Gegend noch klarer zu legen, sei Folgendes erwähnt. Nach links vom Darme und etwas weiter nach hinten als die rudimentäre Kieme, liegt die Hypobranchialdrüse (*Dr*). Diese, bei Haliotis mächtig entwickelt, ist hier nur gering entfaltet. Sie besteht aus einer mittleren Falte, der nach rechts und links blätterförmige Falten sich rechtwinklig zur Längsachse anreihen. Die Drüse ist, wie überall wo sie vorkommt, eine einfache Faltung der Kiemenhöhlenwand, welcher hohe Drüsenzellen aufsitzen. Die Funktion der Hypobranchialdrüse wird wohl die sein, die abgelegten Eier durch eine schleimige Hülle zusammenzuhalten und so den Laich zu bilden.

Ferner soll hier vorläufig auch noch der Niere gedacht werden. Sie ist (*N*) mächtig entwickelt und hat einen weiten, massigen Ausführungsgang (*ng*), welcher mit papillenartigem Ende weit nach vorn und links dem Darm angelagert, hinter der Hypobranchialdrüse mündet. Die Niere unterscheidet sich in der Struktur von ihrem Ausführungsgange, welcher im Inneren viele hohe Zotten trägt.

Nach rechts vom Enddarme und in gleicher Höhe mit der Mündung der Niere findet sich eine andere Mündung (*p*) auf einer papillenartigen Erhabenheit. Äußerlich wird diese Papille von einem hohen cylindrischen, orangefarbigen Epithel überdeckt, im Gegensatze zum Nierengange. Dieses Epithel zerfällt bei Maceration sehr leicht in eine schleimige, etwas zähe Masse. Gewöhnlich wird angenommen, dass diese Mündung auf der rechten Seite des Darmes gleichfalls im Dienste der Niere stünde, so dass die Niere zwei Ausmündungen habe. Ich glaube nach dem, was mir an Trochiden bekannt geworden, annehmen zu können, dass diese links gelegene Mündung mit der Niere durchaus nichts zu thun habe, sondern die Mündung des Geschlechtsganges ist. Ich werde diese meine Ansicht auf exakte Weise zu begründen suchen und in einem späteren Aufsatze mittheilen.

fest an einander gelagerte Nerven ab; der rechtsseitige versorgt den Enddarm und giebt einen kleinen Ast an die Hypobranchialdrüse ab. Der andere Nerv ist die Niere zu versorgen bestimmt (s. Abbildung).

Wir finden hier also fast dasselbe Verhalten, welches wir für Fissurella beschrieben haben, und der Abgang des Genitalnerven aus diesem Ganglion mag durch das nach Hintenrücken der Drüse erklärt werden.

Nun hätten wir hier noch des Branchialganglions weiter zu gedenken. Seine Commissur ist sehr lang und erreicht das Ganglion von vorne und unten. Das Ganglion selbst hat eine etwas halbmondförmige Gestalt (*Kg*) und lagert auf einer kleinen Erhabenheit an der vorderen Kiemenwurzel. Ein stärkerer Nerv (α) verlässt es vorne, es ist der Nerv des Geruchsorganes (Spengel). Ob dieser Nerv Ganglienzellen führt, weiß ich nicht, da ich sein feineres Verhalten zum Sinnesepithel nicht kenne.

Ein anderer nur etwas schwächerer Nerv, der neben dem vorigen das Ganglion verlässt, zerfällt gleich nach seinem Abtreten auf der Kiemenvene in einen vorderen (β) und hinteren Ast (γ). Diese zwei Äste sind ausschließlich zur Versorgung der Kieme bestimmt. Andere Nerven treten aus diesem Ganglion nicht ab.

Pedalstränge, Centren der Commissuren zu den Cerebralganglien und die Pleuralganglien. H. v. Ihering ließ sich auch auf das Pedalnervensystem der Trochiden ein und will bei Turbo, ähnlich wie bei höheren Prosobranchiern ein zusammengezogenes jederseitiges Pedalganglion gefunden haben. In einem späteren Kapitel werden wir näher auf Ihering's Angaben eingehen.

Die Pedalstränge der Trochiden schließen sich in jeder Beziehung denen der Haliotiden an. Am Pleurocerebraltheil sind die Pleuralganglien stark entwickelt, das rechte etwas stärker als das linke. Die vordere Querfaserung ist gleich jener der Zeugobranchier eine innere. Im Übrigen ist über den Pleurocerebraltheil nichts weiter zu sagen, da er sich genau so verhält wie bei den früher beschriebenen Formen (Fig. 3).

Die Mantelnerven verhalten sich betreffs ihrer Lage zu den Pleuralganglien wie bei Haliotis und entspringen aus den Pedalsträngen an der Wurzel der Pleuralganglien: doch kann in manchen Fällen eine Anlagerung an das Pleuralganglion, wie dieses auch unsere eine Abbildung (Fig. 6) vergegenwärtigt, statthaben.

Ich wende mich nun zur topographischen Lage der Pedalstränge, welche Erörterung auch für Haliotis volle Geltung hat. Ich bespreche diese jedoch nur in so weit, als es mir hier überhaupt nöthig erscheint und verweise bezüglich weiterer Angaben auf den zweiten Theil dieser Arbeit.

Gleich hinter dem Pleurocerebraltheil, welcher noch frei im primären Leibesraum liegt und nur von etwas Bindegewebe und dem Epithel der sekundären Leibeshöhle überdeckt wird, senken sich die Pedalstränge anscheinend in die Muskulatur des Fußes ein. Wie ich dieses auf pag. 16 erörtert habe, ist dieses Einsenken nur ein scheinbares, da in Wirklichkeit die Pedalstränge ihre bei Fissurella erwiesene Lage auf dem Fuße beibehalten und bei Turbo und Haliotis nur von dem Spindelmuskel überdeckt werden. Gerade hinter dem Pleurocerebraltheile tritt die unpaare Fußvene aus dem Fuße. Sie liegt zwischen und etwas über den Pedalsträngen, so jedoch, dass die Commissuren unter sie zu liegen kommen.

Die Pedalstränge sind gleich denen der Haliotis zwei lange schmale Gebilde, die dem Baue nach die schon erwähnte corticale Lage von Ganglienzellen und innere Nervennetzlage zeigen. Diese Stränge geben einer großen Anzahl von Nerven den Ursprung und hängen unter einander durch Querverbindungen zusammen, die gleich denen der Haliotis Commissuren im weiteren Sinne vorstellen und so gangliöser Einlagerungen entbehren. Die Pedalstränge reichen bis zum Fußende des Thieres, welches sich auch in dieser Beziehung an Haliotis anreiht (Fig. 6, 7).

Bei einem stärkeren Thiere von Turbo habe ich Messungen vorgenommen, die ich schon aus dem Grunde mittheile, weil bei Vergleich des Pedalnervensystemes von Turbo und Haliotis mit dem der Fissurella auch Größenverhältnisse (die für die zwei ersten Gattungen die gleichen waren) zu berücksichtigen sind.

Die ganze Länge je eines Stranges von dem Cerebropedaltheile an gemessen betrug 132,6 mm; seine Breite gleich hinter diesem Theile 5,72 mm: dieselbe im Mitteltheile des Stranges 3,9 mm. — Nach diesen Angaben möge zur speciellen Beschreibung der Pedalstränge geschritten werden.

Der Verbindungen zwischen den Pedalsträngen giebt es 32: sie zeigen dieselben Verhältnisse wie bei Haliotis. Manchmal verbinden sich zwei unter einander, ein anderes Mal sind mehrere Com-

missuren (2—3) nahe an einander gerückt, so dass es nur noch eines weiteren Schrittes bedarf, um eine einheitliche Verbindung darzustellen, wie dieses auf unserer Figur 6 im Mitteltheil des Stranges zu erkennen ist. Dann sehen wir wieder zwei Commissuren an einander gelagert, wovon die hintere bereits als aus zweien verschmolzen zu betrachten ist, worauf ihre doppelten, jedoch nicht weit von einander entfernten äußeren Wurzeln auf der linken Seite hinweisen (Fig. 6). Im Übrigen möge die Abbildung sprechen, auf der ich jede Commissur aufs genaueste eingetragen habe.

Die oberhalb der Lateralfurche[1] entspringenden Lateralnerven sind in großer Zahl vorhanden, jedoch von geringer Mächtigkeit; an jedem Pedalstrange machen nur viere dieser Nerven in so weit eine Ausnahme, als sie sehr mächtig entwickelt sind (*n*). Wie ich in dem Kapitel über die Sinnesorgane verzeichnet habe, kommen diese Organe bei Trochiden auf jeder Seite nur in der Vierzahl vor. Die letzterwähnten acht starken Lateralnerven sind aber dieselben, deren untere Äste in das Ganglion des Seitentasters treten. Über die weitere Verbreitung dieses Astes aber verweise ich auf jenes Kapitel. Auch der Spindelmuskel wird vom Lateralnerven versorgt, wie dieses Querschnitte durch den Fuß zeigen. Besonders sind die zwei ersten dieser Nerven zur Innervirung des Muskels bestimmt.

Die oberen Fußnerven (*m*) sind starke, aus dem unter der Lateralfurche gelegenen Theile des Pedalstranges entspringende Nerven, deren innere Äste öfter mit Ästen des inneren Fußnerven Anastomosen eingehen. Zu bemerken ist noch, dass der erste der oberen Fußnerven ähnlich wie bei den zwei anderen Formen die anderen an Mächtigkeit um das Dreifache übertrifft, welche immense Stärke daraus erklärlich wird, dass dieser Nerv allein das ganze vordere Fünftel des Fußes zu versorgen hat.

Die inneren Fußnerven, welche an ganzen Präparaten nicht zur Sicht kommen, können desto besser an Querschnitten studirt werden. Sie verlassen den jederseitigen Strang, nach unten der Commissur angelagert, und treten nach unten in die Fußmuskulatur. Wir werden auf diese Nerven noch beim Besprechen ihres Ursprunges im zweiten Theile dieser Studien zu sprechen kommen; hier sei der bereits erwähnten Thatsache noch gedacht, dass diese Nerven oft der

[1] Die Verhältnisse sind bis auf den unpaaren Nerven der Fissurella dieselben, wie sie der Holzschnitt 2 veranschaulicht.

Commissur nach unten auf längerer Strecke angelagert sind und so scheinbar aus derselben treten.

Der allgemeinen Betrachtung der Pedalstränge möchte ich die Definition, was ich unter Branchialganglion und was unter Supraintestinal- und Subintestinalganglion verstehe, voranstellen. Unter Branchialganglion nämlich verstehe ich eine gangliöse, an der vorderen Kiemenwurzel gelegene Anschwellung, welche ihre Commissur entweder aus dem vorhandenen Supraintestinal- resp. Subintestinal-Ganglion (Fissurella) oder im Mangel solcher direkt aus den gleichnamigen Commissuren bezieht (Haliotis, Trochiden). In manchen Fällen kann dieses Ganglion fehlen, bei stark koncentrirtem Nervensystem jüngerer einkiemiger Formen in das Supraintestinal-Ganglion einbezogen worden sein (Muriciden, Doliden). Sein Vorhandensein deutet ein primäres Verhalten an. Aus dem Ganglion geht ein Nerv an das Geruchsorgan, ein anderer (oder zwei) an die Kieme. Bei Zeugobranchiern, wo noch Nerven aus ihm an das Peritoneum und den Vorhof des Herzens treten, sind diese Nerven ihm nur angelagert zu betrachten, wie dieses durch Vergleichen geschlossen werden kann (Trochiden). Eben aus dem Grunde, weil die Kieme aus dem in Rede stehenden Ganglion stets Nerven erhält, dieses Ganglion aber gerade da, wo das Geruchsorgan am mächtigsten entfaltet ist (Muriciden, Doliden), fehlen kann, halte ich es für richtiger, das Ganglion als »Branchialganglion« zu bezeichnen und nicht »Ganglion des Geruchsorganes« (Simroth).

Die Supraintestinal- und Subintestinal-Ganglien wurden irrthümlich von H. Simroth[1] als »Pallialknoten« aufgeführt, obgleich sie, wie wir gesehen haben, mit dem Mantel durchaus nichts zu thun haben, sondern lediglich Eingeweideganglien sind. Diese Ganglien liegen stets, wo sie vorkommen, in der primären Leibeshöhle, überdeckt vom Epithel der sekundären Leibeshöhle; ihre sonstigen Eigenschaften bezeichnet ihre Benennung.

Es wäre hier der Ort zu berücksichtigen, wie das Fehlen der

[1] Bei Melanopsis Esperi und Melania Hollandri (s. »Das Nervensystem und Bewegungsorgane der deutschen Binnenschnecken« Programm der Realschule II. Ordnung zu Leipzig. Schulj. 1881—1882). Als »Mantelganglien« bezeichne ich zwei speciell bei Muriciden vorkommende ungleiche Verdickungen. l. c.

in Rede stehenden Ganglien zu erklären sei. Einen solchen Zustand erkannte Lacaze-Duthiers bei Haliotis und ich bei Trochiden[1], während in den meisten Fällen solche Ganglien vorkommen oder doch bei manchen jüngeren Formen mit stark koncentrirtem Nervensystem als einbezogen nachzuweisen sind (Fusus). Dass bei Haliotis und Trochiden an ein Einbezogenwerden in die Pleuralganglien nicht gedacht werden kann, ist an sich klar. Ich glaube vielmehr, obgleich mir direkte Beobachtungen nicht vorliegen, dass diese Ganglien in der Gegend, wo jene Nerven abtreten, die bei Fissurella die Ganglien selbst verließen, in Form von zerstreuten Ganglienzellen in den Commissuren nachweisbar sein werden: so möchte ich z. B. bei Turbo diejenige Gegend der Supraintestinal-Commissur als solche ansehen, wo der starke Nerv an den Kropf tritt (Fig. 10 *p*). Bei Fissurella hätten sich dann diese zerstreut liegenden Ganglienzellen zu Ganglienknoten koncentrirt.

Die Fortsetzungen der Supraintestinal- und Subintestinal-Commissuren liegen oft, wie schon erwähnt, scheinbar außerhalb der primären Leibeshöhlung, lateralwärts von derselben, während sie doch ursprünglich, wie die Zeugobranchier es aufweisen, in derselben liegen. Auch dieses mag hier seine mir richtig erscheinende Erklärung finden. Es muss angenommen werden, dass bei jüngeren Formen die ursprünglich weite primäre Leibeshöhle, nachdem die Leber und andere Eingeweide durch die Torsion des Körpers mehr nach hinten rückten als sie ursprünglich bei Zeugobranchiern lagen, in der vorderen Gegend, wo eben die in Rede stehenden Commissuren liegen, sich verengt hat. Diese Verengung ist aber derart aufzufassen, dass die jederseitige laterale Leibeswand am Rande mit ihrer Unterlage verwuchs, so dass die hier liegenden Commissuren zwischen zwei Lamellen in die Muskulatur eingeschlossen wurden: nur hinten, wo das hintere Eingeweideganglion liegt, liegen die jederseitigen Commissuren wieder in der primären Leibeshöhle. Dieses findet sich aber eben nur bei jenen Formen der Vorderkiemer, die eine Torsion aufweisen.

Nun möchte ich Einiges zum Verständnis der Pedalstränge

[1] Auch bei Neritina scheinen sie nach Simroth's Beobachtung zu fehlen, doch wird seine Behauptung, dass dieser Schnecke eine Chiastoneurie fehlt (wahrscheinlich Chitonähnlichkeit nach dem Verfasser), wohl nicht wörtlich zu nehmen sein!

mittheilen. — Bekanntlich war es v. Ihering, der zuerst das strickleiterartige Fußnervensystem der Schnecken einer Diskussion unterzog und dies pedale Nervensystem im Systeme der Mollusken verwerthet sehen wollte. Obgleich er bezüglich des Thatbestandes gänzlich im Irrthum war, glaube ich doch ihm, trotz seiner oberflächlichen Untersuchungen, das Verdienst zuschreiben zu müssen, zuerst darauf hingewiesen zu haben, dass das bei Fissurella sich findende Verhältnis ein primäres sei, so dass er dadurch zur Nachforschung aneiferte.

Ich glaube bereits in der speciellen Beschreibung gezeigt zu haben, dass ein primärer Pallialnerv in Wahrheit nicht vorhanden ist und kann so die weiteren von v. Ihering an diesen Nerven geknüpften Betrachtungen unberücksichtigt lassen. Wir wollen nur seine Betrachtung im Betreff der Pedalstränge näher erörtern.

Nach v. Ihering[1] finden wir das primärste Verhalten des Fußnervensystemes der Prosobranchier unter den Haliotiden, wo sich zwei, jedoch keine Ganglienzellen führenden Nervenstränge in den Fuß erstrecken und durch Quercommissuren mit einander verbunden sind. Außerdem kommen gesonderte »Palliopedalganglien«, nach dem oben Gesagten besser Pedalganglien vor, aus welchen eben diese Nerven entspringen sollen. Da er auch bei den Chitonen diese Verhältnisse ähnlich auffasst, meint er, dass die Haliotiden betreffs des pedalen Nervensystemes am meisten an Placophoren erinnerten. Fissurella und speciell die Art F. maxima soll den Übergang zu den Verhältnissen, wie sie die Anisobranchier aufweisen, vermitteln. Bei dieser Fissurella sollen die Pedalnerven sehr verkürzt und durch Aufnahme von Ganglienzellen modificirt sein, die Quercommissuren finden sich aber noch. Es bedarf dann nur einer Zusammenziehung und die Lücken zwischen den Commissuren sind geschwunden, so dass dann zwei durch eine starke Commissur verbundene Pedalganglien vorlägen. Auf diese Weise würden wir nach v. Ihering ein Verhältnis vor uns haben, wie es nach ihm bei seinen Anisobranchiern bestände. So ein Verhalten soll nun den Trochiden eigen sein und daher sind jene Ganglien denen der Haliotiden nicht homolog, sondern »sie entsprechen außer deren Pedalganglien auch noch deren primären Pedalnerven, so weit dieselben durch Quercommissuren unter einander verbunden sind«. »Durch Verkürzung der primären Pedalnerven der Haliotis und schließliche

[1] l. c. pag. 95.

Verschmelzung derselben mit den Pedalganglien bei Haliotis entstehen die Pedalganglien der Anisobranchier.«

Wir haben in der speciellen Beschreibung bewiesen, dass ein Commissuralganglion vom Pedalstrange abgetrennt und bloß durch eine Commissur mit ihm verbunden, bei den Trochiden nicht vorkommt, dass also v. Ihering's Behauptung unstatthaft ist. Vielmehr sahen wir, dass das Pleuralganglion sich vom vorderen verwachsenen Ende des Pedalstranges, das wir Pleurocerebraltheil desselben nannten, weder äußerlich noch histologisch getrennt hat, sondern dass es mit den Pedalsträngen ein einheitliches Ganzes darstellt, welches geweblich zusammengesetzt wird aus einer von Ganglienzellen gebildeten Rindenschicht und einer Kernzone, welche ein Nervenfaserwerk ist.

Nun hat bekanntlich v. Ihering darauf hin, dass den Trochiden ein »primärer Fußnerv« fehlt, dass bei ihnen vielmehr dieser selbst in das zusammengezogene Fußganglion, wie er dies gefunden zu haben glaubte, mit einbezogen ist, den Trochiden einen von den Zeugobranchiern entfernteren Platz im Systeme angewiesen, als es eigentlich statthaft wäre.

Er selbst ist es ja, der alle anatomischen Merkmale bei einer systematischen Eintheilung recht berücksichtigt haben möchte, und übersieht, dass sowohl die Zeugobranchier als auch die Scutibranchier außer der rhipidoglossen Radula noch das vom Enddarme durchbohrte Herz gemeinsam haben.

Schon dieses hätte genügen sollen einen aufmerksamen Forscher zu bewegen, das pedale Nervensystem der Trochiden einem eingehenderen Studium zu unterziehen. Ich nehme heute keinen Anstand die Gruppe der Rhipidoglossen als richtig begründet anzunehmen. Freilich werden die Neritinen noch sorgfältiger studirt werden müssen.

Ich möchte überhaupt fragen, sind wir heute berechtigt nach dem Wenigen was bis jetzt über Prosobranchier bekannt ist, neue Eintheilungen zu schaffen? Es wäre Solchen, die dieses anstrebten, sehr zu rathen, bevor sie neue Eintheilungen schafften, mit Scalpell und Mikroskop gründlicher an die Arbeit zu gehen.

v. Ihering's Hypothese, nach der die rechte Kieme sich nach links begebe, wodurch man aus der Verlegenheit um das, was mit der rechten Kieme geschieht, käme, ist ja heute durch Spengel's Untersuchung widerlegt und ich hoffe anderwärts nachzuweisen, dass ein Rudiment einer rechten Kieme bei Trochiden sich wirklich findet. Diese rudimentäre Kieme geht aber schon den Neri-

tiden ab. Welches sind nun die Beweggründe, die v. IHERING veranlassten die Neritiden von den Trochiden zu trennen und sie einer anderen Ordnung seiner »Rostiferen« einzuverleiben? Sollte die einstülpbare Schnauze [1], die den Neritiden zukommt, Grund genug sein eine Trennung durchzuführen, gegenüber der Thatsache, dass beiden ein vom Enddarme durchbohrtes Herz und eine rhipidoglosse Radula gemeinsam ist? Allerdings könnte v. IHERING antworten, dass die Trochiden Chiastoneuren seien, während die Neritiden keine Kreuzung der Eingeweidenerven zeigen. Bekanntlich hat aber bereits SPENGEL versucht nachzuweisen, dass der Cassidaria und noch anderen eine Chiastoneurie zukömmt und mir ist es geglückt den sichern Nachweis zu führen, dass ein solches Verhalten nicht nur den Cassideen zukommt, sondern selbst den Muriciden, Pileopsis und der Natica eigen ist. Es liegen uns heute keine Thatsachen, ja nicht einmal die Wahrscheinlichkeit vor, dass unter den Prosobranchiern eine wirkliche Orthoneurie existirte!

Es wäre nun zur besseren Wahrung der Einheitlichkeit der Rhipidoglossen zu erörtern, wie sich das pedale Nervensystem der Neritinen verhält, und ob wir hier Ähnlichkeiten mit den Trochiden konstatiren können. Leider sind mir die Neritinen aus eigener Anschauung nicht bekannt und so muss ich mich auf die diesbezügliche Litteratur verlassen, die allerdings spärlich genug ist und Manches zu wünschen übrig lässt. Vor Allem möchte ich die Angaben CLAPARÈDE'S [2] besprechen. Nach ihm soll die untere Schlundmasse der Neritina aus einer vorderen und hinteren Ganglienmasse bestehen. Die vordere dieser Ganglienmassen wird aus zwei längeren, nach der Abbildung geradezu langen Ganglien gebildet, die sich vorne mit einander durch eine kurze Commissur verbinden. Diese Ganglien geben Nerven ab, die dem Fuße bestimmt sind, sie sind also die Pedalganglien. Nach hinten, also an der Stelle wo die Commissuren zu den Cerebralganglien abtreten, verbinden sich diese Ganglien jederseits mit einer kleineren hinteren Ganglienmasse, die unter dem Schlunde gelegen ist und deren Theile durch eine längere Commissur mit einander verbunden sind. Ein dritter Nervenstamm tritt aus jedem dieser Ganglien ab, doch konnte CLAPARÈDE sein weiteres Verhalten nicht ermitteln. Anscheinend würde mit der Beobachtung CLAPARÈDE'S

[1] Ein solches Gebilde kommt übrigens auch der Gattung Pileopsis zu und ist nichts Anderes als eine rinnenförmige Verlängerung der Unterlippe.

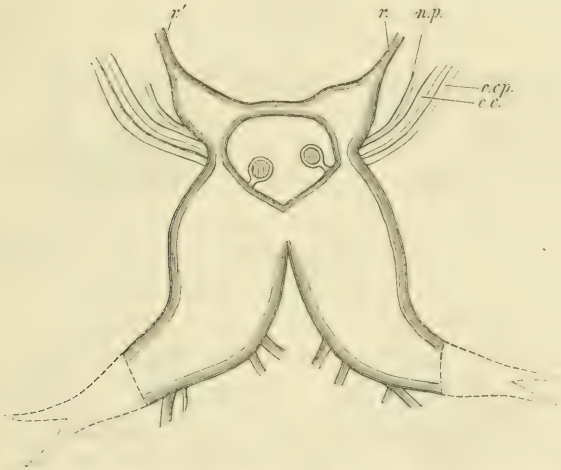
[2] E. CLAPARÈDE, Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Neritina fluviatilis. MÜLLER'S Archiv. Jahrg. 1857.

nichts gewonnen sein, da die untere Schlundganglienmasse ein geradezu absonderliches Verhalten aufweist.

Nach dem, was mir heute über andere Formen bekannt ist, bin ich keinen Augenblick im Zweifel, dass CLAPARÈDE an der unteren Schlundganglienmasse das Vorne mit dem Hinten verwechselte. Dieser Irrthum hat sich offenbar dadurch eingeschlichen, dass der Autor den ganzen Schlundring freipräparirte und aus dem Thiere heraushob, bei welcher Gelegenheit die obere Schlundmasse mit den langen Commissuren nach hinten umgelegt wurde.

Fassen wir die Sache so auf, so wird uns CLAPARÈDE's Beobachtung klar. Ich habe in dem Holzschnitte Figur 3 die untere Schlundganglienmasse nach CLAPARÈDE gezeichnet, so jedoch, dass die Pe-

Fig. 3.



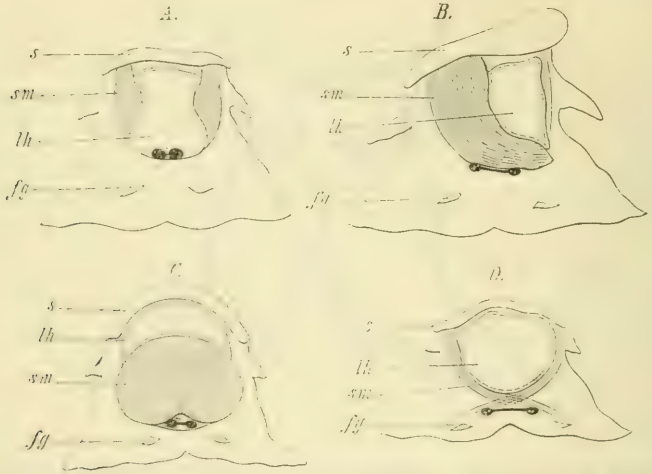
dalganglien nach hinten gelegen sind, wie es an sich klar ist. Dann habe ich die Enden der Pedalganglien so auspunktirt, wie sie mir in Wirklichkeit für wahrscheinlich schienen.

Wir hätten also bei Neritina zwei lange etwas nach außen gekrümmte Pedalganglien[1], die außer der Hauptcommissur keine Quer-

[1] Vor Kurzem untersuchte das Nervensystem der Neritina fluviatilis H. SIMROTH »Über das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken«. Im Programm der Realschule II. Ordnung zu Leipzig für das Schuljahr 1881—1882) und kommt betreffs des Pedalnervensystemes zu dem Resultate, dass die Pedalganglien zwei gangliöse Stämme vorstellen, welche durch Quercommissuren mit einander verbunden sind. Diese Querverbindungen beobachtete er theilweise. Ich muss gestehen, dass diese Angaben SIMROTH's mir

commissuren mehr aufweisen, da dieselben bereits eingerückt und in der die Ganglien verbindenden Hauptcommissur mit enthalten sind. Die vorderen zwei Ganglien wären dann die, noch innig mit den Pedalganglien verbundenen Pleuralganglien. Die Verbindung zwischen letzteren, die auch Moquin-Tandon und neuerdings Simroth gesehen hat, kann uns nicht frappiren, wenn wir erwägen, dass Faserungen auch in dem pleuropedalen Abschnitte des unteren Schlundringes der Zeugobranchier und Trochiden vorkamen, die die beiden Pleuralganglien mit einander verbanden (vordere Querfaserung). Denke man sich nun, diese bei letzterwähnten Formen vorhandene innere Commissur löste sich theilweise vom Wurzeltheile des pleuropedalen Abschnittes durch einen sekundären Vorgang ab, ein Verhalten, das von den Neritiden selbständig erworben

Fig. 4.



wurde, so haben wir ein rechtes Bild von der unteren Schlundmasse des Nervensystemes dieser Thiere.

Es würden nach dem Gesagten dann in Bezug auf die Pedalcentren allerdings Übergangsformen zwischen Trochiden und Neritina zu suchen sein, wo unter Verkürzung der Pedalstränge die Zahl der Commissuren eventuell eine beschränktere wäre. Der Einwand aber, wir hätten in den Pedalganglien der Neritina bloß eine Form,

wegen der allzugeringen Ausführlichkeit einerseits, andererseits wegen der Unwahrscheinlichkeiten, welche die Beschreibung des übrigen Nervensystemes enthält, gegen die Claparède'sche Arbeit keinen Vorzug zu verdienen scheinen.

wie sie bei anderen mit zusammengezogenem Pedalcentrum versehenen Prosobranchiern vorliegt, fällt weg, da bei letzteren Gattungen das Ganglion nie so langgestreckt ist wie bei Neritina.

Wir wollen nun diese Frage verlassen und das Verhältnis betrachten, welches Fissurella in Bezug auf das pedale Nervensystem Haliotis und den Trochiden gegenüber einnimmt.

Fissurella steht in vieler Beziehung als Ausgangsform zu Haliotis und den Trochiden da, doch zeigt sie ein eigenartiges Verhalten in Betreff der Pedalstränge, das zur Annahme zwingt, dass Fissurella mit Beibehalt mehrerer ursprünglicher Charaktere von der Gruppe etwas abgezweigt ist.

Vor Allem zeigt sich ein primäres Verhalten darin, dass die Schale noch keine Asymmetrie erfahren, und auch der Spindelmuskel sich noch nicht in dem Sinne wie bei Haliotis und den Trochiden gesondert hat. Wir müssen uns hierbei klar machen wie der Spindelmuskel im Laufe der Phylogenie sich entwickelte. Bei Fissurella finden sich vorne jederseits zwei Muskeln in der lateralen oberen Körperwand, die sich an den Schalenrand inseriren und dazu bestimmt sind, die Schale bei Gefahr dem Körper fest anzuschließen.

Die Pedalstränge liegen auf dem Fuße und sind abgesehen von einigen sehr spärlichen Quer- und Längsmuskelbündeln nur vom Leibeshöhlenepithel bedeckt (Holzschnitt 4 *A*).

Bei Haliotis, wo durch die asymmetrische rechtsseitige Entfaltung der Schale der ganze Körper beeinflusst wurde, entwickelt sich der rechte Retractor der Schale mächtig, während der linke sich zurückzubilden beginnt. Der rechte Muskel schiebt sich vermöge seiner mächtigen Entwicklung über die Fußmuskulatur nach links und bedeckt die Fußstränge, welche auf diese Weise zwischen ihn und den Fuß zu liegen kommen (Holzschnitt 4 *B*). Vermöge des Faserverlaufes können wir die Grenze zwischen dem rechten Schalenmuskel und der Fußmuskulatur stets angeben.

Nun ist zu bedenken, dass die Schale sich nicht nur asymmetrisch entwickelte, sondern auch nach hinten gerückt ist, wodurch bedingt wird, dass der mächtige Spindelmuskel, wie er nun bei den Trochiden heißt, sich weit nach hinten bis zu seiner Insertion erstrecken muss. Er liegt vorne symmetrisch in der Körpermitte über dem Fuße. Die Pedalstränge kommen also auch hier über den Fuß zu liegen und werden vom Spindelmuskel überdeckt (Holzschnitt 4 *C*). Wir sehen also, dass die Lagerung der Fußstränge zwar eine konstante ist, jedoch tief in den Muskeln sich finden kann bei Formen,

welche bereits einen Spindelmuskel aufweisen. Fissurella besitzt keinen Spindelmuskel und, wie schon gesagt, liegen die Pedalstränge auf dem Fuße, nur von einer sehr dünnen Lage von Muskelfasern und vom Leibeshöhlenepithel bedeckt. Andererseits wissen wir auch von Fissurella, dass die Pedalstränge sich bedeutend verkürzt haben, dem zufolge die Commissurenzahl zwischen denselben abnahm und eine gedrängte Ganglienzellenlage zu sehen ist. Gerade diese Verkürzung der Pedalstränge bei gleicher Zunahme der Breite, halte ich für die Gattung Fissurella für selbständig erworben.

Wie weit diese Verkürzung stattfinden kann, zeigt die von v. Ihering untersuchte Fissurella maxima.

Man kann sich nun leicht vorstellen, dass, gerade wie bei der Gattung Fissurella eine selbständig erworbene Koncentration der pedalen Centren[1] eintreten konnte, dieses wohl auch bei den Formen statt hatte, die sich direkt den Trochiden anreihen, so dass wir dann die von Claparède beschriebenen eigenartigen Pedalganglien der Neritina vor uns haben.

Zum Schlusse will ich noch erwähnen, dass die Lage der Pedalstränge bei den ältesten Formen der Gastropoden, wie die Placophoren und Patellen es sind, nicht auf dem Fuße war, wie dies die ältesten Rhipidoglossen, die Fissurellen, aufweisen, denen alle anderen sich anreihen, sondern sie lagen tief in der Fußmuskulatur. Bei Placophoren habe ich die Lage ausführlicher beschrieben und gezeichnet[2]. Die Patellen reihen sich in dieser Beziehung direkt den Placophoren an: wir finden die weit aus einander liegenden Pedalstränge im Fuße liegend unter der Kreuzungsstelle der zwei lateralen Leibesmuskeln (Holzschnitt 4 *D*). Man könnte sich nun leicht vorstellen, dass diese Leibesmuskeln, die den Schalenmuskeln der Fissurellen entsprechen dürften, mit der Zeit bei letzteren sich modificirten. Ihre unteren Bündel, die über den Pedalsträngen im Fuße sich kreuzten, hätten sich rückgebildet und

---

[1] Neulich wurden Pedalstränge auch bei einer Form gefunden, wo man koncentrirte Ganglien erwartete. Simroth beschreibt die Pedalstränge von Paludina vivipara (Das Fußnervensystem der Paludina vivipara. Zeitschr. f. w. Z. Bd. XXXV). Ich glaube hier nicht den Ort zu finden auf die Frage weiter einzugehen, welche Stellung Paludina den Rhipidoglossen gegenüber einnehme, doch wird es immerhin eine wichtige Aufgabe sein, dieses zu ermitteln.

[2] B. Haller. »Die Organisation der Chitonen der Adria«. I. Th. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. IV.

die oberen der lateralen Körperwand sich stärker ausgebildet. Letztere hätten sich dann als Schalenmuskeln an dem vorderen Körpertheile mächtig entwickelt. Dann werden aber die Pedalstränge über den Fuß zu liegen kommen, wie bei Fissurella.

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch die Frage erörtern: wie sind die Verbindungen zwischen den Pedalsträngen bei den Gastropoden ursprünglich aufzufassen, — sind sie etwa einfache Quercommissuren?

Letztere Ansicht, die nach dem Gutachten v. Ihering's die einzig richtige ist, und welcher Ansicht sich auch andere Forscher anzuschließen geneigt sind, ist nach dem von mir Ermittelten unrichtig. Ich glaube heute mit Sicherheit die Chitonen als die Stammformen der Gastropoden ansehen zu können und bei diesen Thieren finden wir nicht einfache Commissuren die Pedalstränge mit einander verbinden, sondern es existirt zwischen den zwei Pedalsträngen ein langmaschiges in der Quere entfaltetes Netzwerk von Nerven, welches die Pedalstränge unter einander verbindet[1]. Hie und da finden sich bei Placophoren auch einzelne quer gelegene Verbindungen, die sich mit den nächstfolgenden oder vorausgehenden nicht verbinden, doch habe ich solche nur sehr selten beobachtet. Meiner Ansicht nach sind solche vereinzelte Commissuren, wie die eben erwähnten, selbst bei den Placophoren als sekundär erworben zu betrachten, während die netzartigen Verbindungen ursprünglichere Verhältnisse darstellen. Doch bevor ich auf weitere Fragen nach dem Verhalten bei Formen, die älter als Placophoren sind, mich einlasse, will ich sagen, woraus ich schließe, dass einfache Commissuren selbst bei Chitonen sekundär erworben wurden.

Wenn wir die Prosobranchier mit Pedalsträngen, und unter diesen wieder jene, die in Betreff dieser Stränge ursprünglichere Verhältnisse am meisten gewahrt haben, wie dieses in Haliotis und den Trochiden anzutreffen ist, mit Chitonen vergleichen, so finden wir, dass, obgleich die Pedalstränge noch sehr lang und schmal sind, sie nicht mehr durch ein Netzwerk unter einander verbunden werden, sondern bereits durch Nervenstränge, welche wirkliche Quer-

[1] l. c.

commissuren darstellen. Diese sind jedoch nicht immer ganz in der Quere gelegen und einfach die Stränge mit einander verbindend. Vielmehr haben wir in der speciellen Beschreibung gesehen, dass öfter zwei neben einander gelegene Commissuren sich durch einen Nebenast auch unter einander verbanden: dann sahen wir wieder, dass eine dieser Commissuren auf der einen Seite mit dem Strange durch zwei Wurzeln, mit dem anderen dagegen nur einfach sich verband. Auch war es nicht selten, dass zwei äußerlich gesonderte Commissuren fest an einander lagerten. Die ersten Fälle glaube ich so auffassen zu können, dass wir in den Verbindungen zwischen je zwei Commissuren noch Verhältnisse antreffen, wie sie Placophoren aufweisen. Immerhin sind diese Verbindungen zwischen den Pedalsträngen bestrebt, sich in die Quere legend im Laufe der phyletischen Entwicklung zu wirklichen Quercommissuren umzugestalten. Dadurch dass dann mehrere dieser Verbindungen sich mit einander vereinen, was durch die Concentration der Ganglienzellen und hiermit der Stränge selbst bedingt wird, erhalten wir die bereits zusammengezogenen Pedalstränge der Fissurella, bei welcher Form die Commissurenzahl zwar abnahm, die Breite derselben aber zunahm. Es haben sich eben mehrere Commissuren zu einer geeinigt. Dort wo eine größere Zahl von Commissuren sich einigte, müssen aus uns einstweilen nicht weiter bekannten Gründen die Ganglienzellen selbst sich mehr koncentrirt haben und so entsteht aus einer Anzahl ursprünglich äußerlicher Commissuren eine innere, die »hintere Querfaserung« der Fissurellen.

Wirkliche Quercommissuren zwischen den Pedalsträngen der Schnecken, wie sie am schönsten Fissurella zeigt und wie dieses v. Ihering irrthümlich auch den Placophoren zuschrieb, sind demnach nicht ursprüngliche Bildungen, ererbt von Würmern, sondern selbständig durch die Schnecken erworbene Zustände.

Um nun auf die schon oben erwähnte Frage, wie das pedale Nervensystem älterer Formen, als die Chitonen sind, sich verhalte und wie von denselben das Verhalten der Chitonen ableitbar wäre, zurückzukommen, möge hier zuvor auf die phyletische Entwicklung des Nervensystemes im Allgemeinen Rücksicht genommen werden.

In eminenter Weise haben O. und R. Hertwig die Entstehung

des Nervensystemes im Thierreiche besprochen[1]. Von exakten Beobachtungen an den Medusen ausgehend folgerten sie, dass das Nervensystem ursprünglich vom Ektoderm in Form von indifferenten, verzweigten Zellen abgeschieden wird, deren Fortsätze sich nachträglich zu einem Netze vereinen, dessen Knotenpunkte die Zellen selbst einnehmen. Sie nennen dieses physiologisch noch nicht differenzirte Netzwerk »Zellverband«. Die Zellen selbst besitzen die Grundeigenschaften des Protoplasma, die Irritabilität und Kontraktilität noch gemeinsam. Dann sagen diese Autoren weiter, dass »wenn auf dieser Grundlage zwischen den gleichartigen Zellen eine Arbeitstheilung allmählich eintritt, wenn unter Ausscheidung specifischer Muskel- und Nervensubstanz sich Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen differenziren, dann wird der Zellenverband in ein Nervensystem und die Protoplasmaleitung in eine Nervenleitung umgewandelt werden«. Später, wenn Sinnes- und Muskelzellen sich nicht gleichförmig um den, resp. im ganzen Körper finden, vielmehr Sinneszellen, sei es zu einzelnen Sinnesorganen, sei es zu mehr an bestimmte Distrikte gebundene Einzelsinneszellen sich gruppiren oder die Muskulatur ihren ganz bestimmten Platz einnimmt, muss durch diese Veränderung naturgemäß auch das primitive Nervennetz afficirt werden: es werden centrale Theile von peripheren an dem Nervensysteme zu scheiden sein.

Diese heute gewiss gut begründete Hypothese auf die Vorläufer der Placophoren angewandt, muss angenommen werden, dass die Gruppirung von Ganglienzellen, sei es im Fuße oder in der Bauchwand, aus dem ursprünglichen Nervennetze hauptsächlich in zwei von einander entfernten Längssträngen stattgefunden hat: dass das primäre Nervennetz nur als äußerste Verzweigung der Nerven dieser Stränge sich noch erhielt. Zumeist haben sich aber die nervösen Stränge, deren Ganglienzellen in die Hauptstränge eingezogen wurden, als solche zu gröberen Bündeln geeinigt. Dann würden wir aber ein Verhalten finden, in welchen die zwei Hauptstränge unter einander durch ein Netzwerk von Fasern zusammenhängen, ja, wo selbst ihre peripheren Nerven dieses netzartige Verhalten gewahrt haben.

An dieses Verhalten würden aber die Chitonen geradezu direkt anknüpfen, wo wir noch das Netzwerk

[1] O. und R. Hertwig, »Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen«. Leipzig 1878. pag. 165—172.

zwischen den Pedalsträngen sowohl, als die vielfachen Verbindungen zwischen deren Nerven antreffen, welch' ersteres allerdings bestrebt ist, die Verbindungen zwischen den einzelnen Querfäden aufzugeben und sich in wirkliche Commissuren, wie sie die Zeugobranchier aufweisen, umzubilden.

Ähnlich wird die Entstehung des Schlundringes mit der Sonderung des Kopfes und die der Lateralstränge, die wir bei Chitonen Eingeweide-Kiemenstränge nannten, aufzufassen sein. So werden auch die Verbindungen zwischen dem jederseitigen Lateralstrange und dem Fußstrang der Neomenien[1] erklärlich, die bei Sonderung der Kiemen bei den Chitonen sich bis auf wenige rückgebildet haben.

Die Seitenorgane.

Nach der Erklärung der Funktion des Seitenorganes der Fische durch F. E. Schulze, welcher zufolge diese Gebilde Organe eines sechsten Sinnes wären und ihnen die Funktion obläge, gröbere Wellenbewegungen des Wassers zu percipiren, welche Erklärung heute unangefochten dasteht, war es wahrscheinlich, falls diese Erklärung die richtige sein sollte, ähnliche Organe außer bei Fischen und wasserbewohnenden Amphibien auch bei wasserbewohnenden Evertebraten anzutreffen. Vor einiger Zeit beschrieb H. Eisig Seitenorgane bei Capitellen und fast zu derselben Zeit gelang es mir, geführt auf diese Frage durch das Studium des Nervensystemes, bei den marinen Rhipidoglossen ähnliche Bildungen zu entdecken.

Ich werde diese Organe bei jener Form zuerst besprechen, bei welcher die Topographie ihrer Umgebung am einfachsten ist. Diese Form ist Fissurella.

A. Fissurella costaria.

Eine hinter und etwas unterhalb der Augen beginnende, zwischen Fuß und Leibeswandgrenze gelegene Furche verläuft nach

[1] Siehe A. A. W. Hubrecht, Protoneomenia Sluiteri gen. et sp. n. Niederländisches Archiv f. Zoologie. Suppl.-Bd. 1881.

dem hinteren Körperende, um hier mit jener der anderen Seite sich zu vereinen und so um das ganze Thier einen nach vorne offenen Ring zu bilden. Unter dieser Furche liegen kleine weiße Zotten von verschiedener Länge[1] (Fig. 8 u. Fig. 1), welche im Leben ausgestreckt und wieder verkürzt werden können. Die längsten sind die gleich hinter den Augen gelegenen drei ersten, die folgenden sind von verschiedener Länge; zwischen längeren liegen oft ganz kleine, doch nimmt die Länge im Allgemeinen etwas nach hinten ab. Sie sind bei dem lebenden Thiere sehr auffallend, sowohl durch ihre weißgelbe Farbe, die vom tiefen Braun der Umgebung stark absticht, als auch durch ihre Bewegungen. Denn das lebende Thier vermag sie zu strecken, heben und senken. Bei Berührung kontrahiren sie sich und legen sich dem Körper nach unten fest an. Eine der letzterwähnten entsprechende Lage bewahren sie auch nach dem Tode. Einer solchen Lage ist unser Längsschnitt auf Fig. 15 entnommen. Ein Seitenlappen der mehr oder weniger in Beziehung steht zu den Seitenzotten und bei Haliotis, Turbo u. A. m. in verschiedener Form zu finden ist, fehlt den Fissurellen.

An dünnen Längsschnitten überzeugen wir uns bald, dass die oberen Nerven der Pedalstränge (s. pag. 20, 21), die Leibeswand durchbohrend (Fig. 8 rechts), sich zu diesen Zöttchen begeben; ob diese Nerven aber zuvor unter einander anastomosiren, eine Art Netzwerk bildend, wie dieses bei Haliotis von Lacaze-Duthiers richtig erkannt wurde, blieb mir wegen des dichten Netzwerkes von Muskeln, in welches hier diese Nerven eingebettet liegen, und welcher Umstand die Arbeit mit der Nadel fast unmöglich macht, ungewiss. An Längsschnitten jedoch konnte ich mich überzeugen (Fig. 15), dass der Nerv, nachdem er an der Zottenbasis angelangt war, hier ein Ganglion bildete, welches auch, besonders bei kleineren Zotten, tiefer in die Zotte hineinragen konnte, wie dieses an dem Präparate, welchem obige Figur entnommen wurde, der Fall ist. In den meisten Fällen ist das Ganglion kurz und breit, in anderen mehr in die Länge gezogen. Dieses Ganglion innervirt nicht bloß das gleich zu besprechende Seitenorgan, sondern

[1] Ganz ähnlich wie bei der Gattung Fissurella, jedoch in größerer Zahl, kommen solche Taster der verwandten Fissurellidea megatrema und Parmophorus australis zu. So sehe ich wenigstens auf Bronn's Tafeln zu: »Klassen und Ordnungen des Thierreiches III«, welche Abbildungen nach Al. d'Orbigny und Quoy wiedergegeben wurden.

giebt auch einen starken Nerv, dem einzelne Ganglienzellen eingestreut sein können[1], in die Zotte ab.

Die Besprechung der inneren Struktur der Zöttchen, die wir jetzt schon »Seitentaster« nennen wollen, bei Seite lassend, soll das Epithel derselben zuvor erörtert werden. Wie schon oben erwähnt wurde, ist das Epithel der Seitentaster bei Fissurella stets pigmentlos. Dieser Pigmentmangel beginnt an der über der Zotte gelegenen Furche. Das Epithel der unter der Zotte befindlichen Körperwand ist wieder pigmentirt und unterscheidet sich nur durch die hellere Färbung von der oberen Seite. Die Farbe ist schmutziggrün und zwischen den indifferenten Pigmentzellen lagern Becherzellen. Das flimmerlose Epithel des Tasters ist höher als an den pigmentirten Stellen des Körpers und wird von dreierlei Zellen gebildet. Am zahlreichsten trifft man indifferente, mit körnigem Zellleib und langem Kerne versehene Zellen, zwischen denen Becherzellen mit basal gelegenem Kerne zu sehen sind (Fig. 15). Die Cuticula ist wenig dick und ist über den Becherzellen, wie stets in solchem Falle, durchbrochen. Eine dritte Zellenart des Tasters sind die Flemming'schen Pinselzellen. Sie sind gegen die Spitze des Tasters am zahlreichsten und selbst in den Fällen, in welchen die Sinneshaare durch die Behandlung zerstört wurden, von den indifferenten Zellen, zwischen denen sie liegen, durch ihren hellen Körper und längeren helleren Kern zu unterscheiden. Über die Länge der Sinneshaare kann ich nichts Genaueres berichten; ich fand sie immer kurz, welcher Zustand jedoch nur durch die Präparirmethode bedingt werden konnte, da manchmal auch längere Sinneshaare erhalten wurden. Die Höhe des Epithels ist an der unteren Tasterfläche bedeutender, als an der oberen.

Führen wir Längsschnitte durch die Medianfläche eines solchen Tasters, so treffen wir an der unteren Fläche basalwärts auf eine Gruppe sehr hoher Zellen, welche schon durch ihre Helle von dem übrigen Epithel sich auszeichnen. Wir haben in dieser Zellgruppe das Seitenorgan vor uns (Fig. 15 *so*). Das oberhalb des Sinnesorganes gelegene Epithel ist ein hohes, gleichartiges, indifferentes Cylinderepithel (*e*) mit stark gekörntem Zellleibe. Das Epithel

[1] Auf unserer Figur ist dieser Ast nicht zu sehen, da er nicht in die Schnittfläche fiel. Von seinem steten Vorhandensein konnte ich mich jedoch an Schnittserien überzeugen.

unterhalb dieser Organe ist noch auf einer Strecke pigmentlos, wird jedoch immer niedriger: es besteht aus indifferenten Zellen wie die oberen, dann aus Becherzellen: Pinselzellen fehlen. Das Seitenorgan wird aber auch nach unten unmittelbar von drei bis vier indifferenten grauen Zellen begrenzt und so liegt das Seitenorgan in solchen wie eingeschlossen Fig. 16. Bei gesenktem Taster ist das Seitenorgan ein nach außen konkaves Gebilde (Fig. 15 u. 16). Dieses jedoch ist nicht die einzige Form, die es annehmen kann, vielmehr sehen wir, wie dasselbe bei gehobenem Fühler ausgespannt wird (Fig. 17). Freilich gelingt es nur sehr selten den Fühler in gehobener Stellung zu härten und ich möchte fast behaupten es sei nur ein Zufall wenn derselbe so erhalten unter das Messer gelangt. Bei gehobenem Fühler, wo die Oberfläche des Sinnesepithels konvex erscheint und das Organ sich als eine erhabene Stelle am Grunde des Fühlers präsentirt, ist die Benennung »Sinneshügel« passend zu verwerthen. Die Höhe des Sinnesepithels beträgt 0.315 mm, sollte der Fühler, unter welchem das Organ liegt, auch noch so klein sein. Der Sinneshügel wird von zweierlei Zellen zusammengesetzt, wie dieses dünne Schnitte und Isolationspräparate[1] auf das deutlichste zeigen.

Bei Betrachtung von Schnitten, die freilich sehr dünn sein müssen, gewahren wir, dass die Kerne der Zellen im Sinneshügel in zwei verschiedenen Zonen liegen, zwischen welche sich eine kernlose einschiebt. Dabei finden sich auch Zellenkerne, die etwas tiefer oder höher zu liegen kommen. Die eine Kernzone liegt der Basalmembran genähert, während die andere auf das zweite Drittel

[1] Um die Methode anzugeben, die ich anwendete um die Zellen zu isoliren, mag hier kurz mitgetheilt werden, dass ich auch diesmal eine Mischung von Glycerin, Eisessig und Aqua dest. verwendete, wobei auf 1,2 Wasser 0,4 Glycerin und eben so viel koncentrirte Essigsäure gegossen wurde. Nach einer halben Stunde oder etwas mehr erhielt ich bereits von dem stets vom lebensfrischen Thiere genommenen Objekte brauchbare Präparate.

Es wurde mit Vorsicht die Gegend des Fühlergrundes, wo ich die Hügel wusste, mit einem sehr scharfen und feinen Scalpell abgehoben, wobei dann vermieden wurde viele der umgebenden Zellen mit in den Kauf zu nehmen. Das Epithel hebt sich nach oben angegebenem Zeitablauf von der Lamina limitans ab und kann mit der Nadel vorsichtig zerzupft werden. Unter den zahlreichen Zellen, die einen Sinneshügel zusammensetzen, waren trotz der unvermeidlichen groben Behandlung mit der Nadel immer noch welche, die gut erhalten gefunden wurden. Die Untersuchung wurde stets an so verfertigten frischen Präparaten vorgenommen, da die rechte Mischung nicht immer gelang und bei etwas zu viel Essigsäure die Zellen nach längerem Liegen einwenig schrumpften.

der Epithelhöhe zu liegen kommt (Fig. 15, 16). Die obere Kernzone gehört den Sinneszellen an. Dieses sind kurze mit einem großen, ovalen, stark granulirten Kerne endende Gebilde, denen distal ein heller, jedoch dünner Sinnesfortsatz aufsitzt (Fig. 18). Diese Zellen sind nicht gleich lang, ihre Größe beträgt 0,18 bis 0,19 mm ohne die Sinnesborste. Über dem Kerne wird die Zelle schlanker, bei den kleineren läuft sie etwas konisch aus und ist stets hell. Am basalen Ende trägt die Zelle einen hellen, langen Fortsatz, der an den Kern stößt und in der Macerationsflüssigkeit sich lose bewegen kann. Dieser Fortsatz kann auch an Schnittpräparaten zwischen den Kernen der unteren Zone bis zur Basalmembran verfolgt werden (Fig. 16). Varicositäten habe ich daran nicht beobachtet. Es schien mir jedoch öfter, als wenn der Faden die Basalmembran durchsetzte, doch bei der Subtilität des Objektes wurde das weitere Verhalten zu ermitteln zur Unmöglichkeit. Vergleicht man einen solchen Faden mit einem feinen Nervenfäserchen, welches z. B. aus den leichter zu erlangenden Buccalnerven genommen wurde, so liegt der Gedanke nahe genug, an einen Nervenfortsatz der Sinneszelle auch hier zu glauben. Lässt sich freilich auch der direkte Beweis nicht führen, dass dieser Fortsatz mit einem Fortsatze der unter dem Sinnesepithel gelegenen Einzelganglienzellen zusammenhängt, so wüsste ich doch keinen Grund, um diesen Zusammenhang zu bezweifeln, wie dieses auch wohl Niemandem einfallen dürfte.

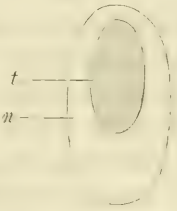
Der Kern der Zelle ist granulirt und schließt kein sichtbares Kernkörperchen in sich. Die Sinnesborste ist vom Zellkörper etwas abgesetzt und wie verbogen; sie durchbricht die Cuticula. Freilich kann ich über ihre positive Länge mit Sicherheit mich nicht äußern, da an isolirten Zellen die Borste stets länger war, obgleich auch hier das Liegen in der Flüssigkeit eine Verkürzung leicht herbeigerufen haben mochte. Abgebrochene Borsten konnte ich nie beobachten, und an den in Chromsäure gehärteten Schnitten waren die Fortsätze stets kurz, jedoch spitz auslaufend. Darum glaube ich auch hier an ein ähnliches Verhalten dieser Sinnesborsten in Reagentien, wie ich es einmal auch beobachtet zu haben glaube, und wie es H. Eisig bei Besprechung der Seitenorgane der Capitella angiebt, dass nämlich die Sinnesborsten in kleine kugelige Theile zerfallen, wobei die übriggebliebene Borste spitz bleibt.

Eine zweite Art Zellen, welche den Sinneshügel bilden hilft, sind lange Elemente von geringer Breite (Fig. 18 *b*). Der Kern liegt am basalen Ende des Zellleibes, ist aber kürzer als jener der

Sinneszellen, gleichfalls granulirt und ohne deutliches Kernkörperchen. Diese Zellen sind, wie schon gesagt, pigmentlos und am basalen Ende ausgezackt, vermöge welcher Eigenschaft sie in die Grenzmembran eingreifen können. Ihr distales Ende ist abgesetzt und zeigt nie Sinneshaare. Das Verhalten dieser Elemente zu den Sinneszellen ist klar, denn da sie im ganzen Sinneshügel gleichmäßig vertheilt gefunden werden, und man sie eben so am Saume des Hügels wie inmitten zwischen den Sinneszellen antrifft, so kann an die Möglichkeit, dass sie, etwa in der Weise wie MALBRANC[1] für die Deckzellen der Seitenhügel der Amphibien angiebt, den Sinneshügel mantelartig umgeben sollen, nicht gedacht werden. Diese Zellen setzen im Gegentheil mit den Sinneszellen und in gleicher Zahl mit diesen das Organ zusammen, und die Benennung »Schaltzellen«[2] würde für sie am passendsten sein.

Wie schon früher hervorgehoben, wird der Sinneshügel vom übrigen Epithel durch lange, mit stark granulirtem Zellleib versehene Zellen, die sich im Wesentlichen jedoch nur wenig von den übrigen indifferenten Zellen des Tasters unterscheiden, getrennt (Fig. 16). Oben ist die Zahl dieser Zellen eine größere und dürfte auf 22—24 zu schätzen sein, während nach unten nur drei solcher den Sinneshügel begrenzen helfen. Wir wollen sie »Saumzellen« nennen und bemerken, dass sie außer oben und unten auch lateralwärts den Hügel begrenzen. Mit den Nervenendigungen haben sie nichts zu thun.

Fig. 5.



t Sinneshügel.
n Saumzellen.

Die Breite des ganzen Sinneshügels beträgt etwa nur ein Drittel seiner Länge und da die Saumzellen lateralwärts nur in geringerer Zahl den Hügel umgeben, so dürfte ihre Vertheilung, wie beigegebener Holzschnitt zeigt, die richtige sein.

Es erübrigt uns noch von dem zweiten Componenten eines Sinnesorganes zu sprechen, von den nervösen Elementen im engeren Sinne, also von den Nerven resp. Ganglienzellen, die das Seitenorgan ver-

[1] M. MALBRANC, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXVI. 1876.

[2] Diese Benennung ward bekanntlich zuerst von F. E. SCHULZE für die langen Elemente der Seitenhügel der Fische verwendet, wobei es dem genannten Autor freilich nicht ganz klar wurde, ob diese Zellen sich wirklich zwischen die Sinneszellen einschieben, wie bei unseren Schnecken, oder möglicherweise sie nur umgeben.

sorgen. Die Textur des unterhalb des Sinnesorganes gelegenen Ganglion soll weiter unten erörtert werden: über den Nerven selbst wurde schon verhandelt und so mögen die unter dem Sinnesorgan gelegenen Einzelganglien hier berücksichtigt werden.

An sehr dünnen wohlerhaltenen Schnitten sehen wir bei genauer Betrachtung sechs bis acht jederseits spitz auslaufende Zellen unter der Lamina limitans mit ihrer Längsachse jener des Sinnesorganes parallel (Fig. 15, 16 *gz*) liegen. Ihr Kern ist rund, sehr fein granulirt mit deutlichem Kernkörperchen; der Zellleib ist äußerst fein granulirt. In mehreren Fällen gelang es mir zu beobachten, wie Fäden, die direkt das Ganglion verlassen hatten, sich theilten und zu diesen Ganglienzellen sich begaben, wo sie zu deren innerem Fortsatze wurden (Fig. 15, 16). Es erschien mir demnach keinen Augenblick zweifelhaft, dass jene Ganglienzellen die des Sinnesepithels sind. Allerdings konnte, wie oben erwähnt, der direkte Zusammenhang mit den Sinneszellen nicht ermittelt werden, doch wurden die Fäden der Ganglienzellen oft bis zur Membrana limitans verfolgt.

Es würde nun die Frage sein, ob jeder einzelnen Sinneszelle auch eine Ganglienzelle entspräche oder ob eine Ganglienzelle mehrere Sinneszellen versorgte. Da ich Ganglienzellen immer nur in geringer Zahl antraf, erscheint die zweite Möglichkeit begründet. Es ist mir aber vermöge der Zartheit der Objekte nie gelungen, Theilungen an den Fortsätzen der Ganglienzellen zu beobachten, was allerdings die Möglichkeit eines solchen Verhaltens noch nicht ausschließt, so dass ich mich der Hoffnung hingebe, ein glücklicheres Auge werde einstens auch dieses entdecken. Ich studirte stets einfache Karminpräparate und das Vergolden wurde nie versucht, Überosmiumsäure gab aber stets negative Resultate. Zupfpräparate konnten bei der Dichtigkeit des umliegenden Gewebes nicht angefertigt werden.

An diese Besprechung des Seitenorganes der Fissurella möchte ich noch die des Seitentasters anfügen, der außer seiner Funktion als Taster noch jene der Schutzvorrichtung für das Sinnesepithel bildet. Die Funktion des Fühlers ist wohl keine andere, als bei Bewegung des Thieres auf dem Boden stets die benachbarten Gegenstände zu erkennen und bei nahender Gefahr, welche etwa ein harter Gegenstand für das zarte Epithel des Seitenorganes sein könnte, sich zu verkürzen und so das Organ zu schützen. Somit hätten wir an dem Fühler erstens seine sensiblen Nervenendigungen, zweitens seine Nerven und motorischen Nervenenden, vermöge welcher eine Zusammenziehung des Fühlers bewirkt wird

und drittens die expansiven Einrichtungen: seine Blutgefäße und Lacunen in Betracht zu ziehen.

Ich habe das Epithel des Seitentasters oben schon besprochen und gesagt, dass es aus dreierlei Elementen gebildet sei: erstens aus indifferenten wimperlosen und pigmentfreien Cylinderzellen, dann aus Flemming'schen Pinselzellen und endlich aus einfachen Becherzellen. Hier möchte ich zufügen, dass die Becherzellen stets nur von indifferenten Zellen, nie von Sinneszellen begrenzt werden. Auch fand ich nie zwei Sinneszellen neben einander. Unter der Membrana limitans des Epithels fand ich viele große, multipolare Ganglienzellen (Fig. 15 *gz*, *gz*[1]), die ziemlich dicht unter der Membran lagen. Sie gehören offenbar den Pinselzellen (vielleicht auch den Schleimzellen) an und da sie dem Inneren des Tasters nur einen Fortsatz zukehren, während die anderen gegen das Epithel gerichtet sind, so liegt der Gedanke nahe, dass hier eine Ganglienzelle mehrere Sinneszellen innervire.

Schon früher erwähnte ich, dass der obere aus dem Pedalstrange tretende Nerv, bevor er in dem Seitentaster zum Ganglion gelangt, starke Äste an die obere Leibeswand abgebe, so dass wir es hier nur mit dem Endaste, d. h. mit dem Theile des Nerven zu thun haben, welcher in den Seitentaster sich begiebt. Wir würden uns aber irren, falls wir annehmen, dass der in den Seitentaster eintretende Nervenstamm dazu bestimmt sei, nach seinem Verlaufe unter dem Seitenorgan und Übergang in das Ganglion, jenem Sinnesorgane ausschließlich zu dienen. Wie wir sehen werden, ist dieser Nerv ein gemischter, centrifugal und centripetal leitender, denn er führt auch Fasern, welche die Muskulatur der Seitentaster versorgen. Die centripetal leitenden Fasern zerfallen wieder in solche, die ins Ganglion sich begeben und von da eventuell durch die Zellen des Ganglion und der Ganglienzellen unterhalb des Sinnesorganes an dasselbe gelangen, und solche, welche das Ganglion passirend die Pinselzellen versorgen. Beiderlei Nervenfasern gehen, bevor sie enden, in eine Ganglienzelle über, deren anderer Fortsatz zur Endigung selbst bestimmt ist. Ein Umstand, der wohl in allen Fällen, wo Nervenfasern peripher zu enden haben, bei Weichthieren zutreffen dürfte.

Ich sagte, mit dem Ganglion unter dem Seitenorgane hört der Nerv nicht auf, vielmehr setzt sich ein starker Nerv aus demselben in den Fühler fort, um sich da zu verästeln. Man kann dieses bei gut tingirten Schnittserien beobachten, da die blassen, bei schwacher

Tinktion weniger stark gefärbten Nerven sich von den Muskeln scharf abheben.

Bezüglich des Verhaltens der Nerven in dem Seitentaster will ich nur einen der frappantesten Fälle erwähnen, den ich in Figur 4 naturgetreu wiedergab. Es war an einem äußerst feinen Querschnitte eines Seitentasters, an welchem ich mit Immersion nach Nerven suchte, als mir ein stärkerer Stamm zwischen den Muskelfasern auffiel. Eigentlich war es kein Nervenstamm im wahren Sinne des Wortes, vielmehr ein Abschnitt eines Plexus. Ich sah da zwei dickere Enden und ein etwas verdicktes Mittelstück (*c*), von welchem zwei Nervenäste abtraten. Sie erhielten Fasern aus beiden Enden des Stammes und an der Stelle, wo der eine Ast abtrat, fand sich im Nervenstamme eine Ganglienzelle zwischen den Fasern eingelagert, mit, so weit ich ersehen konnte, zwei Fortsätzen, deren einer sich zwischen die Fasern des erwähnten Astes mengte. Dieser Ast begab sich nach außen. Bald trennte sich eine Einzelfaser von ihm ab und trat an eine ausgesprochene Ganglienzelle mit großem Kern, glänzendem Kernkörperchen und granulirtem Zellleibe (*b*). Einen zweiten Fortsatz dieser Ganglienzelle konnte ich deutlich bis zu einer Muskelfaser von stärkerer Dicke verfolgen (*a*), an welcher er endigte. Der Nerv selbst setzte sich über der Zelle nach außen weiter. Bald darauf schloss der Nerv wieder eine Ganglienzelle in sich, theilte sich dann etwas weiter und beide Äste konnte ich bis unter das Epithel verfolgen. Den einen dieser Äste sah ich in Endzweige zerfallen, von denen einer sich mit einer Ganglienzelle (*b'*) verband. Diese Zelle trat mit einem zweiten Fortsatze mit einer anderen in Verbindung, deren zweiter Fortsatz sich bis zur Membrana limitans des Epithels verfolgen ließ und so gewiss in den Epithelien endigte. Doch um auf die motorischen Nervenendigungen zurückzukommen, bemerke ich, dass es mir fünfmal gelang, bipolare Ganglienzellen von der oben erwähnten Art zu finden, die mit einem Fortsatze an eine Muskelfaser inserirten. Es war Boll[1], dem es zuerst glückte, eine motorische Nervenendigung bei Gastropoden zu sehen. Er fand bei einer nicht näher bestimmten Doride, dass »ungefähr der Mitte der einzelnen Muskelfasern konische Anschwellungen aufsaßen, welche in eine äußerst feine Faser ausliefen«. Dieses fand er an einem Zupfpräparate der Buccalmuskulatur und ist geneigt, es für eine motorische Nerven-

[1] Fr. Boll, Beitr. z. vergl. Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. V. 1869. Suppl.

endigung anzusehen, »als das Homologon des Doyer'schen Nervenhügels«. Huguenin[1] fand dann eine ganz ähnliche Nervenendigung an den Fasern der Augenmuskeln (Retraktoren) einer Helix. Nach ihm sollen die Muskelfasern aus kontraktiler Substanz bestehen, die einen Überzug einer anderen Substanz besitzt, in welcher an einer verdickten Stelle der Kern lagert. Er sah nun, wie eine varicöse Nervenfaser bis zu einem Kerne der Muskelfaser trat, jedoch konnte er ihr weiteres Verhalten zum Kerne nicht ermitteln. Eine Verbindung der Nervenfaser mit einer Ganglienzelle sah keiner der beiden Forscher. Diese Zelle zu erhalten gelingt an Zupfpräparaten nie. Dass jene Beobachter den Zusammenhang der am Muskel inserirten Faser mit größeren Nervenstämmen nicht erkannten, war wohl die Ursache der Vernachlässigung jener gewiss richtigen Beobachtungen.

Da ich an Maceriren wenigstens bei den Tastern gar nicht denken konnte, weil die Dichtigkeit des Muskelgewebes das Abreißen der so feinen Nervenfaser oder der Ganglienzelle unvermeidlich gemacht hätte, so vermochte ich doch an guten Schnitten, zwar selten, mich von Folgendem zu überzeugen. Der eine Fortsatz der Ganglienzelle begab sich an eine Muskelfaser (Fig. 13) und verschmolz an einem hügelartigen Vorsprunge derselben innig mit ihr. An diesem Endhügel konnte jedoch kein Kern deutlich beobachtet werden, selbst in dem abgebildeten Falle nicht. Denn obschon ein kernähnliches Bild sich zeigte, waren die Umrisse so wenig scharf begrenzt und dasselbe so wenig intensiv tingirt, dass ich in ihm keinen deutlichen Kern erkennen konnte[2]. Die Ganglienzelle war von mittlerer Größe und in allen Fällen bipolar. Sie hatte eine eigenthümliche nur in diesem Falle beobachtete Form. Nach einer Seite war sie stark ausgebuchtet und auf der entgegengesetzten Seite befanden sich ihre Fortsätze wie es die Abbildung vergegenwärtigt. (Weiter s. Nachtrag pag. 91.

Wir wenden uns zu den Blutgefäßen und Lacunen der Seitentaster. Unten am Grunde der Seitentasterreihe verläuft ein starkes Blutgefäß, das wir Randgefäß nennen wollen und welches am hinteren Körperende mit jenem der anderen Seite sich vereinigt. Dieses Randgefäß Fig. 15 *g* giebt für jeden Taster einen starken Ast ab. Andere von dem Randgefäß sich abzweigende Äste konnte ich an meinen Präparaten nie wahrnehmen, vielmehr scheint es mir

[1] Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXII. pag. 131.

[2] Dieses Verhalten erinnert an die Nervenendigungen in glatten Muskelfasern der Vertebraten s. W. Wolff, »Die Innervation der glatten Muskulatur«. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XX).

im höchsten Grade wahrscheinlich, dass unser Randgefäß nur der Taster halber da sei. Was seine Struktur betrifft, so sieht man, dass die Hautmuskulatur ihm Muskelfasern abgiebt, die kontinuirlich mit ihm zusammenhängen. Ein Theil dieser Fasern ist radiär angeordnet (Fig. 15), während andere kreisförmig das Gefäß umgeben. Das Gefäßlumen ist von einer strukturlosen Membran begrenzt, an welcher die radiären Muskelfasern zipfelförmig inseriren. Diese Membran zeigt weder Kerne noch Zellgrenzen, vielmehr erscheint sie ganz gleichartig. Allerdings habe ich ihr Verhalten bloß an Querschnitten gut tingirter Karminpräparate studirt, da ihr Ablösen zu Flächenbildern rein unmöglich war. Ich sage also homogen, denn derartige Bilder, wie sie LEYDIG[1] für die Hautgefäße der Lungenschnecken zeichnet und zugleich angiebt, dass diese ein deutliches Endothel besäßen, solche Bilder sind mir nie zu Gesicht gekommen. Doch möchte ich LEYDIG's Angaben nicht bezweifeln und eher annehmen, dass auch bei Fissurella einmal Zellen vorgelegen, denn wie sollte man sonst die Entstehung dieser Gefäßwand erklären können? Die Muskulatur um das Gefäß herum spricht deutlich genug dafür, mit welcher Kraft es erweitert und verengert werden kann: welch wichtiger Faktor dieses Verhalten in der Mechanik des Streckens des Seitenfühlers ist, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung. Der in den Fühler eintretende Seitenast (*p*) zeigt die Membran nicht mehr so deutlich, doch sind ihre Muskelzüge noch gut erhalten. Manchmal reicht der Ast bis fast in die Spitze des Fühlers, oft hört er schon in der Mitte desselben auf. Von Venenlacunen ist nichts vorhanden, vielmehr füllt das Blut bei gestrecktem Fühler die Räume zwischen den Muskelfasern gleichmäßig oder um klarer zu reden: die Muskulatur bildet ein Filzwerk, dessen Räume mit Blut gleichmäßig gefüllt werden können. Bei schwächerer Vergrößerung macht es allerdings manchmal den Eindruck, als ob zwischen der Muskulatur einzelne größere Hohlräume sich fänden (*s*), doch habe ich mich öfter überzeugen können, dass solche Schnitte Objekten entnommen waren, wo das Sinnesorgan in zusammengezogener Lage sich befand und der Taster in stark kontrahirtem Zustande gehärtet ward. An Präparaten, bei denen der Taster in ausgestrecktem Zustande plötzlich mit großer Vorsicht vom lebenden Thiere getrennt und so gehärtet war, wo also die Kontraktion nur eine sehr ge-

[1] LEYDIG, »Hautdecke und Schale der Gastropoden«. Arch. f. Naturgeschichte. Bd. XLII. 1876.

ringe sein konnte, waren jene scheinbaren Lacunen nie zu sehen. Sie können nur so entstehen, dass bei Kontraktion des Tasters nicht alles Blut sich aus demselben entfernte und an einzelnen Stellen sich ansammelnd und dem Drucke Widerstand leistend, hier die Muskeln aus einander drängt: solche Lacunen könnten dann an jeder beliebigen Stelle sich einfinden.

Die Dicke der Muskelfasern ist innerhalb der Taster sehr verschieden, doch stets geringer als an der Fühlerwurzel, wie sie denn, je näher man dem Epithel kommt, desto feiner werden, wobei ihre Länge sehr bedeutend sein kann. An der Membrana limitans inseriren dann einzelne Muskelfasern.

Zwischen dem Muskelgewebe findet man außer den freilich nur spärlichen Blutkörperchen resp. deren Zerfallprodukten noch die bekannten runden Bindegewebskörperchen, die jedoch bei Fissurella nie in größerer Zahl auftreten und nur selten zu zweien an einander zu liegen kommen. Diese Zellen zeigen deutlich eine Membran, einen granulirten kleinen Kern ohne Nucleolus. Das Protoplasma kann sich im Zellenleibe sehr verschieden und oft einseitig vertheilen (Kupffer).

B. Die Trochiden.

Während bei Fissurella die Zahl der Seitenorgane 44—48 betrug, ist sie bei den Trochiden bedeutend gesunken, denn wir zählen im Ganzen deren acht, also vier auf jeder Seite. Diese Zahl ist ganz konstant sowohl bei Turbo rugosus Lam. als Trochus zizyphinus, den zwei Trochiden, die ich Gelegenheit hatte zu untersuchen.

In beiden Gattungen beginnt etwas hinter den Ommatophoren jederseits eine breite Hautduplikatur, die etwa bis zum Nackenende reicht Fig. 11 *w* und sich hier in einen schmalen gefransten Hautsaum fortsetzt (*a*). Dieser ist zwischen der lateralen Leibeswand und dem Fuße, ähnlich wie die Seitenfurche der Fissurella, gelegen und verbindet sich hinter dem Deckel mit dem der anderen Seite unter spitzem Winkel.

Der Hautsaum des Nackens setzt sich sowohl nach vorne als hinten rund ab, doch geht er mit seiner Basis hinten kontinuirlich in den gefransten Saum über, so dass beide ein zusammenhängendes

Ganze bilden, welches wir den »Randsaum«[1] nennen wollen. Er entspricht seiner Lage nach der Seitenfurche der Fissurellen.

Unter dieser Hautduplikatur lagern in ganz bestimmten Abständen die vier[2] Seitentaster. Der erste derselben liegt bei Trochus an der Grenze zwischen dem breiteren Nackentheil und dem gefransten hinteren Theile des Randsaumes. Bei Turbo lagert der erste Taster mehr nach vorne und kommt an das Hinterende des Nackensaumes, jedoch noch unter dasselbe zu liegen. Die anderen drei liegen unter dem hinteren Randsaume.

Unter dem Seitentaster kann man bei gehobener Stellung am inneren Wurzelrand desselben eine runde Erhabenheit erkennen (*c*), welche bei Turbo beträchtlich größer ist. Da die Pigmentirung dieser Erhabenheit, so wie des ganzen Tasters, bedeutend heller ist, als die der übrigen Haut, so sind diese Gebilde sehr eklatant.

Die Seitentaster der Trochiden, besonders aber der Gattung Trochus, sind im Leben äußerst dehnbar, nicht nur im Vergleiche mit den Seitentastern der Fissurella, sondern auch absolut. Der im kontrahirten Zustande eben noch bemerkbare Seitentaster vermag bei vollständiger Ausstreckung das Fünffache seiner früheren Länge zu erreichen, wobei er sich natürlich sehr verdünnt. Wer das Leben und Treiben dieser Thiere oder anderer Prosobranchier, welche Seitentaster besitzen[3], im Aquarium beobachtet hat, dem werden die lebhaften Bewegungen aufgefallen sein, welche das Thier mit diesen Gebilden auszuführen vermag.

Ich will nun kurz in derselben Reihenfolge, wie bei Fissurella, die Trochiden erledigen. An einem über den Seitentaster von Turbo

---

[1] Dieser Randsaum besitzt bei verschiedenen Prosobranchiern (Haliotis, Cypraea etc.) sehr mannigfache Formen.

[2] Bei Delphinula nigra Reeve, sind auf einer Abbildung Souleyet's, die in Bronn auf Taf. LXXXII wiedergegeben ist, auf jeder Seite fünf Seitentaster abgebildet. Poli zeichnet bei mehreren Trochus-Arten nur drei Taster jederseits. (S. Testacea utriusque Siciliae tab. LII.) Ich glaube, dass die Zahl der Taster innerhalb der Familie wohl nicht so variiren wird und dass diese verschiedenen Angaben bloß auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sind.

[3] Merkwürdig ist die Thatsache, dass Seitentaster und somit auch Seitenorgane der Familie der Muriciden (Murex und Fusus) so wie der der Doliiden Dolium und Cassidaria, gänzlich abgehen; ein Verhalten, welches mit der Lebensweise (die Arten der Gattung Murex bohren sich in Sand und Schlamm ein) innig zusammenhängen mag. Leider wissen wir nur zu wenig über die Lebensweise der Seeschnecken!

geführten Längsschnitte (Fig. 12 erkennen wir unter dem stark kontrahirten Taster die schon früher erwähnte kleine Erhabenheit (*c*). Dieser Wulst trägt an seinem unteren Rande das Seitenorgan (*So*). Unterhalb des Organes nimmt die Höhe des Epithels wieder stark ab und an der unteren Fläche des Wulstes ist es am niedrigsten. Die Zellen dieses niederen Epithels (*t*) sind pigmentlos, mit sehr hellem Zellleib und rundem Kern. Nach unten geht es in das pigmentirte Epithel der Fußhaut über. In dem niederen Epithel des Tasters selbst kommen nur wenige Becherzellen vor und auch die Pinselzellen sind, vermöge der Pigmentirung der umgebenden Zellen, schwer zu beobachten. Die Gestalt des Sinnesorganes ist hier im kontrahirten Zustande konkav, bei gestrecktem Taster hügelartig.

Was ich über den histologischen Bau des Seitenorganes der Fissurella gesagt habe, hat auch für die Trochiden Geltung. Es besteht aus zweierlei Zellen, erstens aus kurzen »Sinneszellen« und langen, mit basalwärts gelegenem Kerne versehenen »Stützzellen«, die pigmentirt sind. Die Höhe des Organes beträgt 0.310 mm. Die den Fissurellen eigenen grauen Randzellen, die das Organ umgeben, fehlen dagegen den Trochiden und ihre Stelle vertreten die auch sonst im Epithel der Umgebung vorkommenden Pigmentzellen. Es sind hohe, distal mit Pigment versehene Cylinderzellen. Ähnliche, jedoch bedeutend niedere gelbe Pigmentzellen überziehen den ganzen Taster und gehen kontinuirlich in die dunkel pigmentirten Epithelien des Seitenlappens über.

Die Muskulatur des Tasters ist gleich dem bei Fissurella vielfach verfilzt, ohne venöse Lacunen: nur ist zu bemerken, dass die runden Bindegewebskörper in überaus großer Zahl vorkommen. Das auch hier vorkommende Randgefäß giebt für jeden Taster einen starken Ast ab (*g*), der bis zur Spitze zu verfolgen war.

Zum Schlusse bespreche ich die Nerven des Tasters und des Sinnesorganes, ohne dass ich auf ihr feineres Verhalten weiter mich einlassen würde.

Schon früher ward mitgetheilt, dass aus dem Pedalstrange jederseits vier besonders starke obere Nerven zu den Seitentastern verfolgbar waren (s. pag. 31). Jeder dieser Nerven erreicht, nachdem er durch die Muskulatur nach oben bis zu den Seitenlappen vorgedrungen, die Richtung des Gefäßes in dem Taster kreuzend, die Wurzel des letzteren (*N*). Hier geht er in ein mehr oder weniger starkes Ganglion über. Nach zwei auf einander folgenden Längsschnitten habe ich die Nerven, so wie ich sie gesehen habe, abgezeichnet. Aus dem Ganglion

tritt nach oben der Tasternerv (*tn*), nach innen ein anderes stärkeres Stämmchen ab. Dieser letzte Nerv theilt sich alsbald und sein oberer Ast begiebt sich an das spindelförmige Ganglion des Seitenorganes (*sg*), in welchem er sich auflöst. An derselben Stelle tritt ein Ast des Tasternerven, nachdem er Äste an die obere Hälfte des Wulstes abgegeben, in das Ganglion ein. Der untere Nerv des größeren Ganglions verläuft nach unten, theilt sich dann, giebt einen Ast an das Ganglion des Seitenorganes und versorgt mit seinem unteren Aste die unter dem Wulste gelegenen Theile. Ein anderer feiner Nerv (*ln*) tritt aus dem Ganglion in den Seitenlappen (*L*) ein.

Wir sehen, dass die Umgebung des Tasters, welche im Vergleiche zu dem der Fissurella Eigenthümlichkeiten aufweist, wie den im Wurzeltheile gelegenen Wulst, auf den Nerven ändernd einwirkte. Die Sonderung des Wulstes, der das Seitenorgan trägt, brachte es mit sich, dass das Organ sich vom Hauptganglion entfernen musste. So vermag ich mir vorzustellen, dass derjenige Theil des Ganglions, welcher bei Fissurella dem Sinnesorgan Fasern abgab, bei Trochiden sich zu einem selbständigen Ganglion abgeschnürt hat.

Vergleich der Seitenhügel der Mollusken mit denen der Wirbelthiere.

Nach der speciellen Beschreibung der Seitenorgane der Prosobranchier ist es wohl am Orte, die Vergleichung mit ähnlichen Organen anderer Thiere zu versuchen. Dabei bin ich weit entfernt in der Seitenorganreihe der Mollusken ein morphologisch homologes Gebilde mit der Seitenlinie der Wirbelthiere oder etwa mit den Seitenorganen der Anneliden (Capitella) zu erblicken. Im Gegentheil glaube ich, dass es sich mit den einzelnen Seitenorganen verhält, wie mit den Randaugen der Bivalven und Chaetopoden, denn um GEGENBAUR's Worte zu gebrauchen, sind »Differenzirungen von Sinnesorganen aus einfachen Nervenendigungen an jeder Stelle des Integumentes möglich«[1].

Eben so aber, wie aus der histologischen Gleichheit der hochausgebildeten Randaugen (Pecten) einerseits und den Kopfaugen der Mollusken andererseits auf ihre physiologische Gleichwerthigkeit geschlossen werden kann, so glaube ich auch von dem gleichen Baue

[1] Grundriss der vergl. Anatomie. Zweite Auflage. 1878. pag. 373.

der Seitenorgane der Mollusken mit denen der Fische und Amphibien auf deren gleiche Funktion schließen zu dürfen.

Leider muss ich auf eine Vergleichung der Seitenorgane der Mollusken mit denen der Capitellen verzichten, da letztere mir aus eigener Anschauung nicht bekannt, ich sie vielmehr nur nach der Beschreibung ihres Entdeckers H. Eisig[1] kenne, der jedoch ein histologisch so verschiedenes Verhalten angiebt[2], dass ich die Vergleichung für jetzt nicht wagen möchte, obgleich es mir sehr wahrscheinlich scheint, dass eine spätere Untersuchung auch dort andere Verhältnisse aufdecken wird. Um also auf die Vergleichung der Seitenorgane der Mollusken mit denen der Vertebraten einzugehen, müssen wir uns vor Allem vergegenwärtigen, was an den Seitenorganen der Vertebraten als wesentlich anzusehen ist.

Dank der schönen Untersuchungen Fr. Eilhard Schulze's[3] ist das Seitenorgan der Fische und Amphibien genau bekannt. Da nun Schulze die wesentliche Gleichwerthigkeit der Sinneshügel junger Fische (abgesehen von den hyalinen Röhren und anderen Schutzvorrichtungen, die ja doch nur als sekundäre Gebilde aufzufassen sind) bewiesen hat, so glaube ich mich an das über den erwachsenen Kaulbarsch Mitgetheilte um so mehr halten zu dürfen, als bei diesem Thiere das Verhältnis der Stützzellen zu den Sinneszellen so wie der Nerven zu Sinneszellen klarer zur Ansicht kam. Nach Schulze bestehen die Sinneshügel des erwachsenen Fisches aus zweierlei Elementen, von denen die einen wahre Sinneszellen repräsentiren. Er sagt: »Die Hauptmasse dieser Epithelscheibe wird gebildet von ungewöhnlich hellen und auffallend langen Cylinderzellen, welche unter einander sehr ähnlich, mit ebenen Endflächen in

---

[1] H. Eisig, Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitellen. Mittheilungen a. d. zool. Station in Neapel. Bd. I. 1879.

[2] So findet Eisig z. B. bei Capitellen keine Stützzellen, sondern der ganze Sinneshügel wird von kurzen mit einem langen Haare versehenen Sinneszellen gebildet, denen nach unten eigenthümliche Kerne durch Vermittlung eines feinen Fadens aufsitzen. Diese Kerne nun sollen unter einander wieder durch Fäden verbunden sein und wären nach Eisig Ganglienzellen. Der Autor vermisst größere Nervenstämme, welche die Hügel versorgen sollten, d. h. konnte ihr Verhalten mit Sicherheit nicht eruiren.

Mir scheint es sehr wahrscheinlich, dass der Muskel, dessen Fasern an die »Sinneszellen inseriren« sollen (!), wohl der vermisste Nerv ist. Wäre es denn möglich, dass ein so subtiles Gebilde, wie diese Sinneszellen, noch auch als Insertionspunkt für grobe Muskelwirkung dienen sollte!

[3] F. E. Schulze, Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. VI. 1870.

gleichem Niveau aufhören und sämmtlich mit je einem großen, ovalen, wasserklaren Kerne, der ein deutliches aber kleines Kernkörperchen enthält, unterhalb der Mitte versehen sind. — — — — — Als von diesen langen blassen Cylinderzellen gänzlich verschiedene Elemente werden in der oberen Region des ganzen Epithellagers zwischen den Zellen desselben, kurze bauchige, im Allgemeinen birnförmig gestellte Zellen mit stark körnigem Inhalt bemerkt. — — — — Der nach oben gewandte Theil des nur etwa 0,022 mm langen birnförmigen Zellenkörpers besitzt eine im Niveau der übrigen Epithelgrenze gelegene quer abgestutzte Endfläche, aus deren Mitte sich ein mit konischer Basis versehenes feines, starres Haar von 0,014 mm Länge erhebt, während an dem unteren dickbauchigen Theil der Zelle, aus dessen Innerem gewöhnlich der helle rundliche Kern hervorschimmert, sehr häufig ein nach abwärts ragender fadenförmiger zuweilen sehr deutlich varicöser Fortsatz gefunden wird.«

Neuerdings acceptirt B. Solger[1] die Ansicht Leydig's[2] betreffs des Baues der Seitenhügel, nach welchem Forscher an den Seitenhügeln eine Mittelpartie und eine Wandschicht, gebildet von den Mantelzellen zu unterscheiden ist. Nun sollen aber auch die Mantelzellen eine starre Borste tragen, die sich an einander legend Schulze's hyaline Röhre bilden sollen; diese letzteren Zellen können aber, der Angabe nach, nichts Anderes als Schulze's Stützzellen sein.

Die inneren der Mittelpartie angehörigen Zellen »sind körniger, kürzer und breiter, und an ihrem Gipfel kann sich ein glänzendes Körnchen abheben« (Leydig)[3]. Ich kann Leydig gegenüber nicht nur Schulze's Angaben nach eigenen Untersuchungen an Gobius niger bestätigen, sondern diese auch durch vergleichend anatomische Thatsachen bestärken.

Solger giebt noch eine dritte Zellenart in den Seitenhügeln der Knochenfische an. Es sind basalwärts gelegene kurze Zellen mit rundem Kern. Ich habe diese bei Fischen nie auffinden können, auch finde ich nirgends in der einschlägigen reichen Litteratur Angaben über solche Gebilde. Ich glaube desshalb diese fraglichen Zellen

[1] B. Solger, Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. III. Knochenfische. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XVIII. pag. 374.

[2] Hallenser Festschrift.

[3] l. c.

bei Vergleichung der Seitenorgane der Mollusken mit jenen der Vertebraten unberücksichtigt lassen zu können.

Wir finden also im Wesentlichen sowohl bei Vertebraten als Mollusken die Sinnesorgane gebildet aus zweierlei Zellen: aus Sinneszellen und Stützzellen. Die Sinneszellen sind entweder kurze helle Gebilde (Mollusken) mit basalem Kerne und langem Sinneshaar oder es ist ihr Inhalt »stark gekörnt« (Fische). Am basalen Abschnitte führen diese Zellen den Nervenfaden, welcher entweder aus Einzelganglienzellen, die unter dem Sinnesorgan gelegen sind, in die Zellen treten (Mollusken) oder von ganglienzellenlosen Nervenstämmen ihren Ursprung haben (Vertebraten). Die zweite Zellenart, die Stützzellen, sind lange, helle Cylinderzellen (Vertebraten, Fissurella) mit basalwärts gelegenem Kerne und ebenen Endflächen oder ihre Körper sind pigmentirt (Trochiden). Die Stützzellen führen nie einen Nervenfaden. Die Sinneszellen sind nicht in einer Gruppe gelegen, die von jenen mantelartig umgeben wird, vielmehr liegen beide Zellenarten gleichmäßig vertheilt im Sinneshügel. Die Zahl der Zellen kann eine geringere (Vertebraten) oder größere sein (Mollusken).

Als von den Seitenhügeln sekundär erworben sind die Vorrichtungen zu betrachten, welche zum Schutze der Sinneshügel gegen gröbere Insulte dienen; bei den Fischen sind sie als hyaline Röhren, Cupula[1] etc. bekannt. Diese den Seitenhügeln der Mollusken fehlenden Schutzvorrichtungen werden dadurch ersetzt, dass die über dem Sinnesorgan gelegenen Taster bei nahender Gefahr sich über das Organ legen. Auch verliert der Sinneshügel bei dieser Lage des Tasters seine frühere Gestalt und wird nach außen konkav.

Die Herzwand und ihre nervösen Elemente.

Nachdem ich die Herznerven der hier untersuchten Schnecken verfolgt und gefunden hatte, dass das Herz, wie früher mitgetheilt, von zwei

[1] S. außer der Arbeit Solger's noch die Abhandlung Emery's über die Gattung Fierasfer in der Publikation der zoolog. Station zu Neapel: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. II. 1880.

verschiedenen Seiten innervirt wird[1], was natürlich den Gedanken an eine accelerirende und retardirende Einwirkung der verschiedenen Nerven auf die Pulsation auch bei Wirbellosen wachrufen musste, wurde für mich die Frage interessant, wie denn eigentlich die Nerven innerhalb der Herzwand sich verhalten. Dieses konnte mich aber um so mehr bewegen, auf das Studium der Endverhältnisse der Kardialnerven einzulassen, als die Angaben über dieselben bei Evertebraten nur sehr fragmentarischer Natur sind.

Es schwebte mir auch der Gedanke vor, dass erst nach Vervollständigung der trotz tiefer Studien manchmal unverständlich bleibenden experimentellen Ergebnisse[2], durch morphologische Befunde, die Herzthätigkeit dem Verständnisse näher rücken könnte.

J. Dogiel[3] gebührt das Verdienst, zuerst Ganglienzellen in der Herzwand von Pulmonaten und Bivalven nachgewiesen zu haben. Nach ihm sind die Ganglienzellen dieser Thiere apolar (!) und lagern zwischen den Muskeln; er sah keine Nerven zum Herzen treten und die Frage, wie denn eigentlich die Ganglienzellen zu den Nervenfasern sich verhalten, so wie andere interessante Fragen blieben unberücksichtigt. Später wurde Dogiel's Befund ungerechtfertigterweise von Foster und A. G. Dew-Smith[4], wenn auch nur für Helix, in Zweifel gezogen.

Vor dem Eingehen auf das eigentliche Thema der feineren Innervirung des Herzens der Rhipidoglossen sei mir gestattet, auf einzelne Verhältnisse der Herzwand dieser Thiere aufmerksam zu machen, die bis jetzt unberührt blieben. Meine Beobachtungen beziehen sich hauptsächlich auf das bilateral symmetrische Herz der Fissurella costaria; im Anschluss daran werde ich die Verhältnisse, wie sie sich bei Haliotis und Trochiden zeigen, mittheilen. Zuvor muss ich aber des Verständnisses halber das Herz in seiner Gesammtheit[5] kurz skizziren.

[1] Über die Herznerven von Murex siehe: B. Haller, »Zur Kenntnis der Muriciden« I. Th. Denkschriften der Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. XLV. 1882.

[2] C. Fr. W. Krukenberg, Physiologische Studien. III. Abth. 1. Reihe. »Die Pulsation bei den Salpen«.

[3] J. Dogiel, »Die Muskeln und Nerven des Herzens bei den Mollusken«. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.

[4] Foster und A. G. Dew-Smith, »Die Muskeln und Nerven des Herzens bei Mollusken«. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877.

[5] In keinem der Lehrbücher findet man eine klare Darstellung vom Herzen der Zeugobranchier.

Bei Fissurella liegt das Herz, wenn man das Perikardium von oben geöffnet hat (Fig. 19), in einer geräumigen Perikardialhöhle: die Kammer (*H*) ist von etwas dreieckiger Form und hat ihre breite Basis nach hinten gekehrt, nach vorne verschmälert sie sich. Von hinten nach vorne wird die Herzkammer, wie bekannt, vom Enddarme durchbohrt und diese Durchbohrung findet im wörtlichen Sinne statt (Fig. 20). Lateral, etwa in Mitte der Länge der Herzkammer öffnen sich die beiderseitigen Vorhöfe in dieselbe (*V*), jeder mit einer engen Mündung (Fig. 19 *V*). Die Vorhöfe sind beide ganz gleich weit und gehen lateralwärts in die Kiemenvene über. Vorne spaltet sich die Herzkammer, wo sie über dem Enddarme lagert, in zwei Gefäße, in die jederseitige Kiemenarterie (*ka*). Nicht ganz von ihrem hinteren Ende, doch demselben genähert und median gelegen, tritt die vordere Körperarterie ab und gleich hinter ihr die hintere (Fig. 14).

Wenn man das Perikardium nach Abheben der Schale am lebenden Thiere eröffnet, ohne dabei das Herz zu verletzen, gelingt es, dasselbe in seiner Thätigkeit zu beobachten. Man wird dann sehen, welch' starke Kontraktion die Kammer bei der Systole erleidet. In solchem Zustande verbleibt die Herzkammer nach dem Tode: sie ist dann geringen Umfanges und ihre Wände sehr dick (Fig. 20); während der Diastole aber ist die Herzwand dünn, fast mit jener der Vorhöfe vergleichbar. Nur wenn man diese Verhältnisse erwägt, bildet man sich den rechten Begriff von der Form der Kammer[1].

Das Herz der Fissurella liegt in einer Ebene mit der Horizontalen des Körpers und seine Längsachse entspricht jener des Körpers. Bei Haliotis hat sich die linke Herzhälfte mit Beibehalt aller für Fissurella gültigen anatomischen Merkmale etwas gesenkt. Die Ebene, in der das Herz liegt, schneidet die Horizontale des Körpers unter sehr spitzem Winkel. Die Achse verschiebt sich dabei nicht. Bei Trochiden ist das ebenfalls vom Mastdarme durchbohrte Herz durch die Drehung des Körpers und Rückbildung der rechten Kieme modificirt worden: seine Längsachse hat sich nach rechts und oben verschoben. Die Herzkammer ist sehr lang und der rechte Vorhof wenngleich noch vorhanden, doch stark reducirt. Sein Verhalten zu Gefäßen ist mir nicht bekannt geworden.

Das Herz liegt in einer weiten Perikardhöhle und das Perikar-

[1] Die Systole stellt sich noch während des Lebens des verletzten Thieres ein, und die Pulsation hört auf. Dieses Phänomen kann jedoch eintreten und das Thier lebt selbst noch eine Stunde fort.

dium lässt sich auch mit Scalpell und Schere darstellen. So ist es bis jetzt in der Litteratur verzeichnet. Mir ist bereits bei Chiton[1] gelungen, den Nachweis zu liefern, dass das Perikardium aus einer einfachen Zellenschicht besteht und ich habe bereits dort darauf hingewiesen, dass das Perikardium eine Ausstülpung der Wände der sekundären Leibeshöhle ist, in welche sich das Herz eingestülpt hat, so dass es gleichsam von derselben überdeckt wird. Das Gleiche gilt für die Rhipidoglossen mit Modifikationen von untergeordneter Bedeutung.

Wir finden das Perikardium als eine sowohl der Herzkammerwand als der der Vorhöfe fest anliegende einfache, platte Epithelialschicht Fig. 20 *p*, welche an der Stelle, wo die Vorhöfe in die Venen sich fortsetzen, sich auf die obere Körperwand fortsetzt. Vorne liegt unter dem Perikard etwas nach rechts der unpaare Nierengang (*n*,[2], nach hinten dieser und der Darm, von welch' letzterem das Perikardium durch eine Muskelschicht und durch das Epithel der Leibeshöhle geschieden ist. Nach oben konnte ich eine Befestigung der Herzkammer durch das Perikardium auf die Weise, dass dasselbe dort von jeder Seite her auf das Herz sich fortsetzte (welchen Fall ich bei Plakophoren erkannte), nicht auffinden, sondern kann vielmehr behaupten, dass das Perikardium oben ganz kontinuirlich erscheint (Fig. 20).

Die Zellen des Perikardiums sind platte, mit einem runden Kern versehene, polyedrische Epithelien, welche, wo sie der Herzwand aufliegen, von derselben nicht zu trennen sind. Diese Zellen ermangeln im Gegensatze zu jenen der Leibeshöhle, der Pigmentirung. Bei Maceration lösen sie sich einzeln leicht aus ihrem Verbande und blähen sich oft zu runden Kugeln auf. Ihre Gestaltveränderung äußert sich auch im gemeinsamen Verbande, während der Systole, indem sie dann, wie man auf Querschnitten erkennt, in die Höhe sich ausdehnen und oft fast kubisch erscheinen. Am schönsten lässt sich das Epithel mit Goldchlorid darstellen, wodurch, nach erfolgter Reduktion, ihre Kerne eine schöne violettrothe Farbe erhalten und die Zellgrenzen deutlich hervortreten (Fig. 21 *e*).

Auf das Epithel des Ektokardes folgt die Muskulatur, die eigentliche Herzwand. Jederseits begeben sich zwei starke vom Kiemengerüste entspringende Muskelbündel auf den jederseitigen Vorhof, theilen

[1] l. c. pag. 54—60.

[2] Leider habe ich meine Aufmerksamkeit nur wenig der hinteren Perikardhöhlung zugewendet um eine eventuelle Mündung der Niere in das Perikard konstatiren zu können.

sich dort vielfach, mit den Ästen abermalige Theilungen eingehend, unter einander anastomosirend. Hierdurch entsteht ein Filzwerk von Muskeln, welches die eigentliche Wand des Vorhofes bildet (Fig. 21). Die Richtung der Hauptbündel ist aber auch innerhalb dieses Filzwerkes der Herzkammer zugekehrt. Mit ihrer ganzen Mächtigkeit erreichen solche Muskelbündel jedoch die Herzkammer nicht; sie zerfallen vor der Mündungsstelle der Vorhöfe in die Kammer in Endäste, welche die Mündung sphinkterartig umgreifen. Hier verwebt sich die Vorhofmuskulatur mit jener der Kammer, obgleich sie durch histologische Merkmale, wie noch erwähnt werden soll, sich von ihr unterscheidet. Die Muskulatur der Kammer ist gleich jener der Vorhöfe ein Filzwerk sich verästelnder und anastomosirender Bündel, doch ist sie dicker, mehrschichtiger als jene der Vorhöfe. Die feinsten Muskelbündel liegen auch hier dem Perikardepithel (Ektokard am nächsten. Oft trifft es sich an den Vorhöfen, dass bei kontrahirtem Zustande derselben das Ektokard zwischen je zwei Muskelbündeln sich etwas ausbuchtet. Auf diese Weise entsteht dann eine etwas gekräuselte Oberfläche[1] der Vorhöfe bei Trochiden und Haliotis.

Dass eine verzweigte Muskulatur der Herzwand, wie sie Vertebraten aufweisen, auch bei Mollusken vorkäme, wird zwar nirgends behauptet, doch scheint solches besonders nach den Schilderungen Gegenbaur's in seiner Arbeit über Pteropoden und Heteropoden, so wie jener Leuckart's, an den Vorhöfen dieser Thiere sehr wahrscheinlich.

Die beschriebene Muskulatur kann schon mit Lupenvergrößerung erkannt werden. Einige durch das Mikroskop gewonnene Daten theile ich in Folgendem mit. Dogiel sagt über die Herzmuskulatur von Pecten maximus: »bei Einwirkung von Osmiumsäure oder absolutem Äthylalkohol, die das Gewebe in einem gewissen Grade von Kontraktion fixiren, tritt die Ähnlichkeit mit quergestreifter Muskulatur noch mehr hervor und häufig erhält man Bilder, die der quergestreiften Muskulatur der Wirbelthiere vollkommen entsprechen und von ihr nicht zu unterscheiden sind«. So hat denn Dogiel eine Querstreifung der Herzmuskulatur von Pecten beobachtet und es fragt sich nur wie diese Querstreifung aufzufassen sei.

[1] Auch bei jenen Bivalven die eine ähnliche Muskulatur der Herzwände aufweisen. Doch möchte ich hier darauf aufmerksam machen, dass vielen Bivalven eine verzweigte Muskulatur des Herzens fehlt und einzelne lange spindelförmige Muskelzellen die Herzwände bilden. Den letzten Fall finden wir bei Unio und Anodonta, während bei Pecten die Herzwand jener der Rhipidoglossen gleicht.

Beobachtete ich ganz frisch aus dem Herzen gerissene Muskeln der Zeugobranchier und Trochiden, welche ich in Seewasser legte, so konnte ich in keinem Falle eine Querstreifung erkennen, vielmehr schienen diese Muskeln aus etwas undeutlichen Fibrillen zu bestehen und an den Rändern der Bündel konnte ein opaker Saum erkannt werden. Ich wiederholte diese Versuche öfter, doch immer mit demselben Resultate. Später, als ich Stücke aus der Vorhofwand von Fissurella mit der Absicht, die nervösen Theile zu erkennen, in ein Gemisch von Glycerin, Essigsäure und Überosmiumsäure 0.5 : 0,5 : 1 frisch untersuchte, bemerkte ich, dass etwa nach Ablauf von einer halben Stunde an den Muskelbündeln eine, allerdings verschwommene, Querstreifung auftrat, die etwas später sich markanter zu erkennen gab (Fig. 21). Bei Haliotis und den Trochiden trat die Querstreifung in der genannten Flüssigkeit viel später auf[1] als bei Fissurella. Was die Zahl der Fibrillen betrifft, so ist dieselbe je nach der Mächtigkeit des Muskelbündels sehr verschieden; an sehr dünnen Muskelbündeln trifft es sich, dass sie nur zwei bis vier Fibrillen enthalten, welche dann parallel neben einander liegen. Auch in den größeren Muskelbündeln ist der Verlauf der Fibrillen überwiegend parallel, doch findet es sich auch, dass mehrere Fibrillen diesen Verlauf nicht einhalten.

Was nun die Querstreifung der kontraktilen Substanz anbelangt, so können über dieselbe Präparate, die längere Zeit in einem Gemisch von Überosmiumsäure und wenig Essigsäure gelegen hatten und dann in Glycerin aufbewahrt wurden, einigermaßen Aufklärung geben. Hier, wo die kontraktile Substanz allein, das Myolemm aber von der Überosmiumsäure nicht gebräunt ward, erkennen wir bei starker Vergrößerung (Fig. 25), dass die Querstreifung innerhalb der Fibrillen dadurch zu Stande kommt, dass sich glänzende Kügelchen ausgeschieden haben, die dann, in den neben einander liegenden Fasern in gleicher Höhe liegend, die Querstreifung hervorrufen. Leider liegen mir weitere Beobachtungen über den Akt der Ausscheidung, der gewiss zu erkennen sein wird, nicht vor und indem ich mit der Besprechung der kontraktilen Substanz schließe, wende ich mich zum Myolemm. Dieses ist an optischen Längsschnitten frischer Muskelbündel, an denen die Querstreifung noch nicht auftrat, als ein etwas opaker jedoch gleichmäßig dicker Saum zu erkennen. Es ist relativ schmal bei dickeren

[1] Bei Chiton tritt sie überhaupt nie auf; l. c.

Muskelbündeln, nimmt jedoch an Breite mit der Verminderung der Fibrillenzahl zu, so dass es bei schwachen Bündeln mächtig erscheint. Tritt die Querstreifung der kontraktilen Substanz auf, was wohl mit der Kontraktion des Muskels zusammenhängen dürfte, dann finden wir (Fig. 25 *a*) die äußere Begrenzung des Myolemms nicht mehr geradlinig, sondern unregelmäßig wellig. Es erscheint sehr fein granulirt und wird durch Überosmiumsäure nicht gebräunt. Bei Goldpräparaten wird es, im Gegensatze zur kontraktilen Substanz, nur wenig violett gefärbt. Im Myolemm, das wie eine plasmodische Masse erscheint, eingelagert erkennt man viele ovale Kerne, die immer in der Längsrichtung des Muskels liegen. Sie sind granulirt bei den Muskeln des Vorhofes, glänzend und ohne Granulation an jenen der Kammer und gerade in diesem Moment liegt eine Verschiedenheit der beiderlei Muskelarten Fig. 21 u. 22.

Die Anastomosen zwischen den Muskelbündeln kommen derart zu Stande, dass zwei sich begegnende Muskelbündel Fibrillen in einander umbiegen lassen, während sie sich mit anderen zu dem weiter verlaufenden gemeinsamen Stamme vereinigen. Andererseits kann aber auch wirkliche dichotomische Theilung, besonders der größeren Äste, statthaben.

Hier soll noch mitgetheilt werden, dass die Muskulatur des Herzens bei Rhipidoglossen innen von keinem Endothel überdeckt wird[1]. Ich habe mit Anwendung aller üblichen Kautelen die Herzwand auf dieses Verhalten hin geprüft und gelangte stets zu einem negativen Resultate. Auch sehr dünne Querschnitte durch die Herzwand verriethen kein Endothel. Ich muss somit zweifeln, dass J. Dogiel's Angabe, wonach Endothelien im Herzen der Bivalven vorhanden wären, richtig sei. Hätte der Autor die eigenthümlichen Ränder der Endothelien nicht so deutlich gezeichnet, so würde ich glauben, dass er das Ektokard mit dem Endothel verwechselte, was sehr wahrscheinlich scheint. Auf diesen Endothelmangel hin ist es sehr natürlich, dass das Blut die Muskulatur und nervöse Elemente der Herzwand direkt bespült, was vom physiologischen Standpunkte betrachtet von Wichtigkeit sein dürfte.

Was beim Studium der Herzwand meine Aufmerksamkeit am meisten beschäftigte, waren die nervösen Elemente und namentlich ihre Beziehungen zu einander und zu der Muskulatur. Unsere genaueren Kenntnisse der Ganglienzellen im Herzen beschränken sich auf

[1] Auch bei Chitonen fehlt es; l. c. pag. 65.

Wirbelthiere, während die spärlichen Angaben über die der Wirbellosen überhaupt nur das Vorkommen von Ganglienzellen im Herzen konstatiren. Als solche Angaben sind diejenigen Dogiel's für die Pulmonaten und Bivalven und die E. Berger's für Astacus[1] zu betrachten. Allerdings verfiel der erste Autor in den schon früher erwähnten Irrthum, die Ganglienzellen im Molluskenherzen für apolar zu erklären, was seinen Befund vom physiologischen Standpunkte betrachtet sehr problematisch erscheinen lässt.

Was meine Untersuchungen anbelangt, so wurden sie nach der oben erwähnten Methode an frischem Materiale ausgeführt, indem ich Stücke aus der Vorhofwand[2] theils zu Flächenpräparaten ausbreitete, theils in jener Mischung mit großer Vorsicht zerzupfte oder abpinselte. Goldpräparate führten nicht zu dem gewünschten Resultate, da die zufällig aus dem Zellverbande gelösten Epithelien des Ektokardes durch die Reduktion sich aufblähten und ziemlich gleichmäßig mit den nervösen Elementen färbten, so dass ich befürchten musste, Verwechselungen zu begehen.

Im Herzen der untersuchten Prosobranchier konnte ich zweierlei Zellen nervöser Natur mit Bestimmtheit erkennen. Erstens tri- bis quadripolare Verbindungszellen (mihi), das heißt solche, deren Ausläufer entweder mit jenen der gleichen Zellenart verschmolzen oder sich zu anderen, bedeutend größeren Ganglienzellen begaben. Letztere, die ich Endzellen nenne, fand ich stets bipolar. Einer ihrer Fortsätze trat zu einem Muskelkerne und verband sich mit demselben. Offenbar entsprechen die von Dogiel beschriebenen Ganglienzellen der Bivalven dieser letzten Form.

Beiderlei Zellen sind im Herzen ganz gleichmäßig vertheilt Fig. 21, d. h. es giebt keine ausgesprochenen Bezirke, wo sie eine dichtere Anhäufung zeigten. Dogiel findet, dass der größte Theil der Ganglienzellen bei Pecten maximus an der Grenze zwischen Vorhof und Kammer läge, während andere nur zerstreut in der äußeren Fläche des Ventrikels, besonders in der Nähe der Vorhöfe, vorkommen, ein Verhalten, das freilich für die von mir untersuchten Mollusken keine Geltung hat.

Die Endzellen (Fig. 23) sind große, rundliche bis ovale Ge-

[1] E. Berger. »Über das Vorkommen von Ganglienzellen im Herzen vom Flusskrebs«. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. I. Abth. 1876.

[2] Ich untersuchte wegen der Zartheit nur die Vorhofwand näher und konstatirte an der Kammerwand bloß das Vorhandensein von Ganglienzellen.

bilde, am größten unter den untersuchten Thieren wohl bei Turbo rugosus, wo sie eine Ausdehnung von 0,120 mm aufweisen. Die von Fissurella sind kleiner und ihre Größe schwankt zwischen 0,081 bis 0,107 mm. Bei Haliotis und Trochus zizyphinus sind diese Zellen denen der Fissurella ziemlich gleich groß, doch leider unterließ ich sie zu messen. Die Endzellen haben einen großen Kern und ein auffallend großes, hellglänzendes Kernkörperchen Fig. 23. Betrachtet man die Zellen von oben, so haben sie eine rundliche Gestalt Fig. 23 *a*; von der Seite betrachtet (bei einiger Übung gelingt es leicht durch Schieben an dem Deckglase sie aus ihrer früheren Lage zu bringen) sind sie birnförmig. Der Zellleib ist durchaus zähe und wird im frischen Zustande von kleinen Pigmentkügelchen von ziemlich gleicher Größe durchsetzt. Diese Kügelchen können nach längerem Liegen der Zelle in der Macerationsflüssigkeit sich zu größeren Tropfen vereinen[1] und bei Quetschen mit dem Deckglase in oft sehr großen Tropfen die Zelle verlassen, eine Thatsache, auf welche ich schon bei Chiton hingewiesen habe. Wirkt man längere Zeit mit Überosmiumsäure auf die Zelle ein, so bräunen sich die Pigmentkügelchen, ohne dass der Zellleib diese Erscheinung theilte. Die Farbe dieser Kügelchen ist jener in den Zellen des Centralnervensystemes gleich. Bei den Zeugobranchiern sind sie orange (Fig. 21), bei Trochiden mehr röthlich gefärbt (Fig. 23, 24). Der Zellleib erscheint im frischen Zustande homogen.

Ich habe schon erwähnt, dass die Endzellen stets bipolar sind. Der eine ihrer Ausläufer konnte als die Verlängerung des Zellleibes erkannt werden, er stellt also einen sog. »Protoplasmafortsatz« vor. Der andere Fortsatz konnte innerhalb der Zelle bis zum Kerne verfolgt werden und bei tieferer Einstellung des Tubus erkannte ich, dass der Fortsatz bis zum Kernkörperchen zu verfolgen war, mit welchem er verschmolz: ein Verhalten also, welches dem bei Chiton ganz ähnlich ist[2]. Im Centralnervensysteme unserer Thiere finden sich solche Zellen mit bis zum Kernkörperchen reichenden Fortsatze häufig, und bereits A. Solbrig hat sie im Centralnervensysteme der Pulmonaten aufgefunden[3]. Der Kern ist übrigens kugelrund und kann

[1] So ist die Angabe Dogiel's für Pecten maximus, dass in den Ganglienzellen noch »eine gelbe Masse, die nach Pikrokarminammoniak unverändert bleibt«, vorhanden wäre, nur auf bereits lange in Reagentien gelegene Objekte zu beziehen.

[2] l. c. Fig. 5 *a*.

[3] A. Solbrig, »Über die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gastropoden«. Leipzig, 1872 (Taf. II Fig. 12—16).

leicht bei Verletzung der Zelle isolirt werden. Drückt man an solche Kerne mit dem Deckgläschen, so nehmen sie die Form einer bikonkaven Scheibe an.

Wenn wir diese Endzellen genauer betrachten, so kann ihre Membran unmöglich übersehen werden (Fig. 23). Selbst bei den kleineren Zellen der Fissurella ist sie erkennbar (Fig. 21)[1]. Manchmal schien es mir sogar, als wenn dieser Membran längliche Kerne eingelagert wären, eine Eigenschaft, die, falls sie sich bestätigen sollte, an die Ganglienzellen im Herzen der Wirbelthiere erinnern würde, wo in der Membran der Zellen Kerne schon von Dogiel seit längerer Zeit nachgewiesen wurden[2]. Besonders bei Fissurella kamen solche Bilder häufig vor.

Es würde nun zu erörtern sein, wie die Fortsätze der Ganglienzellen sich außerhalb der Zelle verhalten.

Oft genug ereignet es sich, dass die Endzellen eine derartige Lagerung zwischen den Muskelbündeln einnehmen, dass man ihre Fortsätze vergebens sucht, da dieselben durch letztere verdeckt werden. Macerationspräparate ergeben, wie wir sahen, allerdings Manches, was zum Verständnisse dieser Gebilde beiträgt, doch können wir in solchen Präparaten nur selten Fälle auffinden, wo eine Nervenfaser sich theilend mit ihren zwei Ästen an Endzellen tritt (Fig. 23c).

---

[1] Es wären dieses wohl die häufigsten mit einer Membran versehenen Ganglienzellen, die man bei den Gastropoden antrifft, denn wenn ich gleich im Centralnervensysteme der von mir untersuchten Schnecken häufig auf Ganglienzellen mit einer Membran stieß, so gehörte diese einem umhüllenden Fortsatze der Hülle des Nervencentrum an. Eine wahre Membran scheint aber sämmtlichen größeren Ganglienzellen im Herzen der Thiere eigen zu sein; so findet wenigstens Berger eine an den Ganglienzellen im Herzen des Flusskrebses und Dogiel u. A. haben es bekanntlich an denen der Wirbelthiere gefunden. Andererseits findet aber E. Hermann (»Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis« München 1875. pag. 38—40) beim Blutegel, dass eine Membran den Ganglienzellen der Centraltheile stets abgehe, während er eine solche an den sympathischen Ganglienzellen des Darmes immer konstatiren konnte. R. Arndt hat eine Membran an den Ganglienzellen des Nervus sympathicus der Vertebraten aufgefunden (»Untersuchungen über die Ganglienkörper des Nervus sympathicus« Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. pag. 231). Es scheint mir demnach wahrscheinlich, dass eine Membran hauptsächlich den Ganglienzellen des sympathischen Nervensystemes zukommt.

[2] J. Dogiel. »Die Ganglienzellen des Herzens bei verschiedenen Thieren und bei Menschen«. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIV.

Ich habe mich auch öfter überzeugen können, dass solche Nervenfäden immer zum Kernfortsatze der Endzellen wurden. Hiefür sprechen auch Flächenbilder, welche ausnahmsweise die Verhältnisse dieser Endzellen sehr gut zeigten Fig. 21[1]. Auf solchen Präparaten erkannte ich auch, dass der Protoplasmafortsatz der Endzelle sehr bald an einen Muskelkern trat und mit demselben sich vereinigte Fig. 21*z*. Dieses bestimmt mich, die in Rede stehenden Ganglienzellen als »Endzellen« zu bezeichnen. Freilich war das weitere Verhalten des Fortsatzes zum Kerne bei der Subtilität des Objektes nicht eruirbar. An dem abgebildeten Präparate konnten dagegen mehrere solcher Endigungen erkannt werden. Ob zwischen Endzellen wirkliche Anastomosen vorkommen, muss ich mit Bestimmtheit verneinen und möchte in jenen Gebilden nur einen Vermittler motorischer Nervenendigung erblicken. Die zahlreichen Endzellen lagern theils vereinzelt auf Muskelbündeln oder zwischen solchen und dann öfter zu vier bis fünf in einer Gruppe vereinigt (Fig. 21).

Die zweite Art der Ganglienzellen im Herzen sind jene, die ich als Verbindungszellen bezeichnete Fig. 24). Es sind kleine, bei Turbo rugosus 0,072 mm messende Gebilde, meist von dreieckiger Gestalt, dann tripolar, in anderen Fällen auch quadripolar. Ihr Zellleib ist ähnlich dem der Endzellen von Pigmenttropfen durchsetzt. Der einzige Kern ist klein und enthält ein glänzendes Kernkörperchen. Die Ausläufer der Zelle sind nur »Protoplasmafortsätze«. Eine Membran um diese Zellen konnte ich nie wahrnehmen und glaube eine solche mit Bestimmtheit leugnen zu können. Die Größedifferenz zwischen diesen Zellen und den Endzellen tritt am prägnantesten an Flächenpräparaten hervor (Fig. 21 *z'*. Eben so, wie in den Knotenpunkten peripherischer Nervennetze bei Mollusken, nehmen auch diese Verbindungszellen innerhalb der Herzwand Knotenpunkte ein. Der Unterschied bestünde darin, dass viele dieser Verbindungszellen mit einem ihrer Fortsätze zum Kernfortsatze einer Endzelle werden. Allerdings ist dies nur eine Voraussetzung, da es mir bei den Rhipidoglossen nie gelungen ist, diese Verhältnisse noch

[1] Obgleich es sich in diesem Falle bewahrheitet, kann ich doch für das centrale Nervensystem wenigstens bei diesen Thieren der SOLBRIG'schen Annahme nicht beistimmen, nach welcher die Kernkörperfortsätze in allen Fällen zu Nervenfasern werden l. c. pag. 42, vielmehr kenne ich im Centralnervensysteme viele Fälle, wo der Kernfortsatz sich mit Fortsätzen beider Art anderer Zellen verband.

innerhalb der Herzwand wahrzunehmen. Diese Voraussetzung gewinnt eine gewisse Sicherheit dadurch, dass es mir an den viel zarteren und für starke Vergrößerungen besser zugänglichen Vorhöfen der Chitonen glückte, das oben angegebene Verhalten mit Sicherheit zu konstatiren[1]. Es ist mir dort gelungen, den Zusammenhang einzelner Verbindungszellen mit Endzellen zu konstatiren. Auch bei den Rhipidoglossen war es möglich zu erkennen, dass einzelne der Nervenfäden vorher sich sogar oftmals theilen und sich zu Endzellen begaben (Fig. 21). Solche Fäden dürften ähnlich wie bei Chitonen Fortsätze von Verbindungszellen sein.

Wir können nun das Gefundene mit Berücksichtigung der Chitonen folgendermaßen zusammenfassen. Es findet sich in der Herzwand, theilweise auf der Herzmuskulatur, theilweise mit Muskelbündeln verflochten, ein Netzwerk nervöser Natur, dessen Knotenpunkte tri- bis quadripolare Zellen einnehmen. Letztere können sich dann mit größeren bipolaren Ganglienzellen verbinden, deren »Protoplasmafortsatz« in je einem Muskelkern endigt.

Es ist nun zu vermuthen, dass die bekannten Ganglienzellen im Herzen der Vertebraten sich ganz ähnlich verhalten werden[2], wie die Endzellen im Molluskenherzen, und es würde sich der von Dogiel bestrittene Kernfortsatz der Ganglienzellen des Wirbelthierherzens doch wohl als richtig ergeben. Sie würden mit ihrem Protoplasmafortsatze in Muskelkernen (Endplatten) enden. Dieses scheint mir um so wahrscheinlicher, als es neuerdings W. Wolff[3] geglückt ist, für die sympathischen Ganglienzellen in der Muskulatur der Harnblase des Frosches den Nachweis zu liefern, dass die Ganglienzellen mit einem ihrer Fortsätze in den glatten Muskelfasern und sehr wahrscheinlich in deren Kern enden.

Es wäre nach alledem ein sehr lohnendes Unternehmen, die Ganglienzellen im Herzen der Vertebraten auf dieses Verhalten hin zu untersuchen. Bekanntlich hat ja bereits W. Krause dort die Existenz von Endplatten behauptet[4].

[1] l. c. pag. 15—17. Fig. 4 und 6.

[2] Das Nervennetz hätte allerdings für die Vertebraten keine Geltung, denn solche periphere Gebilde sind Eigenthümlichkeiten der Evertebraten und hauptsächlich der Mollusken.

[3] l. c.

[4] Citirt nach H. Frey's Lehrbuch der Histologie.

Die Mundhöhle.

Das Epithel der Mundhöhle oder doch eines Gebildes, welches innerhalb der Mundhöhle liegt, ist in vielen Fällen als Träger der Organe der Geschmacksempfindung erkannt worden. Die percipirenden Endorgane der Geschmacksnerven nennt man »becherförmige Organe« oder auch Geschmacksknospen.

Über becherförmige Organe ist bei Wirbellosen nur wenig bekannt und wenn wir manchmal eine allgemeine Verbreitung dieser Gebilde angedeutet finden, so liegen positive Beobachtungen nur zu wenige vor. Als eine solche ist H. Eisig's[1] Entdeckung der becherförmigen Organe der äußeren Haut in der Nähe der Mundöffnung bei Capitella aufzufassen. An die polychaeten Anneliden würden dann die oligochaeten sich anreihen. A. v. Mojsisovics[2] theilt uns eine Beobachtung F. E. Schulze's mit, welcher zufolge becherförmige Organe am Mundrande bei Lumbricus sich vorfinden sollen.

Leider werden wir in beiden Fällen über die genaue Textur dieser Organe der Anneliden nicht weiter unterrichtet. Auch ist das Mundhöhlenepithel nicht weiter untersucht worden, so dass wir heute in Unkenntnis darüber sind, ob jene becherförmigen Organe nur in der äußeren Haut der Lippengegend, etc. sich finden, oder ob sie auch auf das ektodermale Epithel der Mundhöhle sich fortsetzen. Die eigenartigen von Leydig entdeckten Sinnesorgane des Kopfes der Hirudineen lassen sich hier, wie selbstverständlich, nicht anreihen. In neuester Zeit hat dann J. W. Spengel[3] becherförmige Organe in der Mundhöhle einer schmarotzenden Eunicee: Oligognathus Bonelliae beschrieben.

Bei Mollusken will Fr. Boll[4] becherförmige Organe im Mantelrand einer nicht weiter bestimmten Species der Gattung Doris, und in der Rüsselspitze von Pterotrachea coronata beobachtet haben. Er giebt an, dass zwischen indifferenten Epithelzellen Bündel von

---

[1] H. Eisig, »Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelleen«. Mittheilungen der Zoolog. Station in Neapel. Bd. I.

[2] A. v. Mojsisovics, »Kleine Beiträge zur Kenntnis der Anneliden. I. Die Lumbricidenhypodermis«. Sitzungsberichte d. Wiener Akad. Bd. LXXVI. 1877.

[3] Mittheilungen der Zoolog. Station in Neapel. Bd. III.

[4] Fr. Boll, »Beiträge zur vergl. Histologie des Molluskentypus«. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. V. 1869. Supplement.

6—12 dünneren Zellen vorkommen, welche glänzende Spitzen trügen. Leider giebt Boll weiter keine Detailbeschreibung der Elemente dieser Gebilde. Auch erfahren wir von ihm nicht, von welcher Gegend des Mantelrandes seine Schnitte bei Doris entnommen wurden. Es dürfte ja leicht möglich sein, dass diese Gebilde auch bei Doris in der nächsten Nähe der Mundöffnung liegen. Boll's Befund, so werthvoll er Anfangs erscheint, wird einer Kontrole zu unterziehen sein, nicht betreffs des Vorhandenseins becherförmiger Organe der Nacktschnecken, sondern betreffs der Lagerung dieser Gebilde.

Über die becherförmigen Organe der Placophoren habe ich selbst berichtet[1], dass sie im Epithel des Mundbodens vorkommen und habe gezeigt, dass diese Sinnesorgane, ähnlich denen der Wirbelthiere, aus zweierlei Zellen gebildet werden: aus langen Sinneszellen, mit basalem Kerne und heller Sinnesnadel, welche nach einer Seite sich verbog; dann aus Zellen, die dieser Nadel ermangeln und deren Körper blasser erschien. Ich sagte dort, dass diese letzte Zellenart die Sinneszellen nicht mantelartig umgiebt, sondern zwischen ihnen liegt.

Diesem bei Chiton erwähnten Befunde reihen sich betreffs des histologischen Baues die becherförmigen Organe der Rhipidoglossen an. Bevor ich auf diese Organe weiter mich einlasse, soll eine Angabe H. Simroth's[2] erwähnt werden. Dieses bloß aus dem Grunde, weil unrichtige Auffassung der Thatsachen Konfusion anzurichten pflegt. Simroth beschreibt in der Mundwand von Helix ein »Geschmacksepithel«, ohne jedoch etwas von becherförmigen Organen gesehen zu haben. Wenn wir auch heute nicht mehr behaupten können, dass der Geschmackssinn im Thierreiche sich ausschließlich auf das Mundepithel beschränkt, da wir ja becherförmige Organe auch außerhalb der Mundhöhle, jedoch in nächster Nähe der Mundöffnung, kennen (Barteln der Knochenfische, Kopf der Capitella, Schnauzenspitze der Pterotrachea), so können wir doch mit einiger Sicherheit die becherförmigen Organe als Geschmacksorgane ansprechen[3]. Wo wir also Geschmackssinn behaupten, müssen becher-

[1] B. Haller, »Die Organisat. d. Chitonen d. Adria«. Zweite Studie. Arbeiten aus dem zoolog. Institute zu Wien. Bd. V.

[2] H. Simroth, »Die Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichthiere«. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXVI. pag. 323.

[3] Es wird wohl noch abzuwarten sein in wie weit sich Julius Blaue's Fund (»Über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien.« Vorläufige Mittheilung. Zoolog. Anzeiger. Jahrg. 1882. Nr. 127), dass bei Fischen

förmige Organe »Geschmacksbecher« mit den zwei, ihnen bei Wirbelthieren wo genauer bekannt wie Evertebraten eigenen Zellenarten nachzuweisen sein.

Simroth's Worte, aus welchen zu entnehmen sein wird, in wie fern er berechtigt ist, nach seinen Beobachtungen von einem Geschmacksepithel bei Pulmonaten zu reden, lauten wie folgt:

»Das Epithel besteht aus zweierlei Zellen, welche das weißliche Aussehen der Membran zur Genüge erklären. Sie lassen sich auf eine gemeinschaftliche Form zurückführen: das ist eine gewöhnliche Cylinderzelle mit den mehrerwähnten Füßen, mit einem Kern, meist unterhalb der Mitte und einem Kernkörperchen; der principielle Unterschied ist bloß der, dass die meisten dieser Zellen ein blasses Protoplasma haben, während in anderen das von der Haut her bekannte, goldgelbe Pigment in reichlichem Maße abgelagert ist: je weiter wir uns von dem Mundeingange nach dem Innern entfernen, um so mehr überwiegen die hellen Zellen über die gelben.«

Weiter unten spricht der Autor von »Terminalkörperchen« innerhalb des subepithelialen Gewebes. Diese sind längliche Kerne, die dem dichten Netzwerke ohne Ganglienzellen, an- und aufliegen sollen. Solche »Terminalkörperchen« sollen distal sich oft in feine Fäden verlängern, die frei zwischen Epithelzellen liegen. Diese Fäden sollen sich oft theilen oder mit solchen benachbarter Körperchen vereinen. Zum Beweis, dass diese fadenförmigen Enden der »Terminalkörperchen« zwischen Epithelzellen liegen, giebt Simroth eine Abbildung in Figur 34. Hier reichen solche vermeintliche Terminalkörper mit ihren Endfäden bis zum Niveau einer kurzen Epithelzelle. Wer sich jedoch dieses Bild genauer beschaut, dem wird wohl klar sein, dass die Epithelzelle nicht ganz erhalten ist, dass wir vielmehr ein Artefact vor uns haben. Ihr basales Ende ist abgerissen. Solche lange Zellen indifferenter Natur, mit distalwärts gelegenem Kerne sind mir bei den untersuchten Mollusken recht wohl bekannt. Die vermeintlichen Terminalkörperchen sind aber wohl nichts Anderes, als stark geschrumpfte Epithelzellen mit basalem

---

und Amphibien auch in der Nasenschleimhaut becherförmige Organe vorkommen, bestätigen wird. Vor Allem muss der Nachweis geliefert werden, dass die äußerlich (auf dem Querschnitte) als becherförmige Organe erscheinenden Gebilde auch wirklich Sinnesorgane sind, und nicht etwa Gruppen epithelialer Drüsenzellen, wie ich dieses bei Mollusken (s. weiter unten) antraf, vorstellen und, wenn sie ersteres sind, wirklich aus den zwei typischen Zellenarten becherförmiger Organe bestehen!

Kerne: welcher Zellenart sie aber angehören, lässt sich nach der Abbildung nicht entscheiden.

Mit dieser Auseinandersetzung will ich durchaus nicht bestreiten, dass den Pulmonaten kein Geschmackssinn zukomme, bin im Gegentheil der Meinung, dass sich auch hier becherförmige Organe auffinden lassen werden; meine Aufgabe war nur eine auf kritiklose Beobachtungen gegründete Behauptung zurückzuweisen. So weit reicht, so viel mir bekannt, die Kenntnis über becherförmige Organe Wirbelloser[1].

Ich schreite nun zur Beschreibung dessen, was der Titel dieses Kapitels angiebt.

Öffnet man den Munddarm unserer Thiere von oben, indem man mit einem scharfen Scalpell die Kopfhaut und das ihr anliegende Dach durch einen medianen Längsschnitt durchschneidet, so bekommt man die Konfiguration der Mundhöhlenschleimhaut in schönster Weise zur Sicht. Der Schnitt muss dabei selbstverständlich auch die Lippen von oben durchschnitten haben (Fig. 26). Die Konfiguration der Schleimhaut stimmt bei allen von mir hier untersuchten Formen derart überein, dass ich mich auf die Beschreibung bei Fissurella costaria beschränken kann.

Man sieht die von der äußeren Haut auf die inneren Lippen sich umbiegende Schleimhaut in zwei hinter einander gelegene Regionen getheilt (*m*, *l*); dabei nehme ich an, dass die Lippe nach innen und unten sich bis zu dem hinteren Rande der wulstförmigen Erhabenheit (*l*) erstreckt und somit mit ihr endet. Diese Erhabenheit ist der Ausdruck eines höheren Epitheliums. Sie bildet einen nach oben auf dem Dache geschlossenen Halbring, dessen Schenkel auf dem

[1] Dass ein Geschmackssinn den Arthropoden zukommt beweist der feine Geschmack vieler höherer Krebse und der der Insekten. Schon O. J. B. Wolff (»Das Riechorgan der Biene etc.« Nova Acta Leop. Carol. Bd. XXXVIII) weist auf den Nervenreichthum der herzförmigen Platte (Hypopharynx?) im Munde vieler Insekten hin. Ich habe versucht von diesem Hypopharynx einiger Orthopteren (Truxalis, Acridium) Schnitte zu machen und fand am Grunde dieses Gebildes Gruppen von Zellen, die ganz denen der becherförmigen Organe glichen. Ihre Zellen waren höher als die anderen; ihr oberes Ende lag in der Cuticula selbst. Seitdem sind zwei Jahre verflossen und ich musste in Anbetracht meiner anderen Studien es aufgeben diese Frage weiter zu verfolgen, obgleich ich überzeugt bin, dass ich damals die becherförmigen Organe von Truxalis und Acridium vor mir hatte. Meine wenigen Präparate sind mir leider abhanden gekommen, so dass ich heute meinen Befund nicht zu kontroliren vermag.

Mundboden durch eine seichte Längsfurche von einander getrennt sind (*f*). Die Oberfläche zeigt an den Lippenwülsten feine Längsfalten, welche an dem vorderen, in die äußere Haut übergehenden Theil der Lippen (*m*) spärlicher werden. Die Längswülste der erwähnten Furche (Lippenfurche *f*) gehen, sie begrenzend, nach hinten zwischen den Lippenwülsten in die hinter der Lippe gelegene Schleimhaut über. Wir werden dieser jederseitigen Falte noch gedenken. Bei Turbo rugosus zeigt sich in Bezug auf die Lippenwülste einige Verschiedenheit von Fissurella. Die Lippenwülste sind nämlich nach unten und innen breit, verjüngen sich dann nach außen und oben zu. Auf dem Dache, wo sich die jederseitigen Wülste vereinen, sind sie nur sehr schmal. Auf diese Weise haben sie nach unten jederseitig eine dreieckige Form, mit nach unten gekehrter Basis. Das Epithel der Lippe ist ein cylindrisches und führt ein, stellenweise auch der äußeren Haut zukommendes, orangegelbes Pigment: die Zellen flimmern aber nicht. An den Wülsten ist das Epithel fast um die Hälfte seiner gewöhnlichen Länge höher. Hier findet man zerstreute Flemming'sche Pinselzellen, deren Sinnesborsten eine mittlere Höhe erreichen und die Cuticula durchsetzen. An dem vorderen Lippentheile (*m*) ist die Cuticula sehr dick, wird dann auf den Wülsten bedeutend dünner. Hinter dem jederseitigen Lippenwulste, nach außen und oben vom Mundboden, liegt jederseits ein Kiefer (*k*).

Die schon erwähnte Rinne im Boden der Lippenschleimhaut führt zum Boden der Mundhöhle (*w*). Dieser wird lateralwärts jederseits von Längsfalten begrenzt: in die innersten dieser Längsfalten setzt sich die jederseits die Rinne begrenzende Falte der Lippen fort (s. Abbldg.). Die so den Mundboden begrenzenden Falten divergiren nach hinten und treffen nach außen und hinten auf Querfalten, die vom Subradularhöcker (*rw*) herlaufen. Auf diese Weise gewinnt der Mundboden eine dreieckige Form, wobei er nach vorne im Scheitelwinkel, in die Lippenrinne sich öffnet. Hinten wird der Mundboden medianwärts vom unteren Rande des Subradularhöckers und lateral jederseits von den erwähnten Querfalten begrenzt.

Das gesammte Epithel der Mundhöhlenschleimhaut führt goldgelbes Pigment, erscheint somit gelb, während der Mundboden dieses Pigmentes ermangelt und eine graulichweiße Farbe zeigt. Hierdurch wird der Mundboden noch schärfer abgegrenzt. Wir haben in seinem Epithel eine drüsige Oberfläche vor uns, eine energisch secernirende Drüse ohne Flächenvergrößerung durch verschiedene Einsackungen.

An Querschnitten erkennt man das Epithel aus hohen und schmalen Zellen gebildet (Fig. 37): sie sind jedoch nicht alle gleich hoch, sondern auf dem Querschnitte wechseln höhere Berge und enge, niedere Thäler. Wo die Zellen am höchsten sind, stellen sie auch die höchste Epithelformation der Mundhöhlenschleimhaut vor.

Die einzelnen Zellen, deren Körper überall gleichmäßig granulirt ist, sind, wie schon erwähnt, äußerst schmal. Ihr stets kleiner runder Kern hat in den einzelnen Zellen eine verschieden hohe Lage. Oft liegt er am basalen Ende des Zellkörpers oder doch demselben genähert; andere Male liegt er im distalen Ende oder doch distalwärts. Öfter nimmt er auch die Mitte des Zellleibes ein. Durch diese verschieden hohe Lagerung des Kernes erscheint das Epithel an dickeren Schnitten mehrschichtig, doch zeigen dünne Schnitte, dass dieses nur scheinbar der Fall ist und dass zwei über einander gelagerte Zellen nur selten sich vorfinden. Solche Vorkommnisse halte ich für junge, aus Quertheilung hervorgegangene Zellen, wie sie ja bei Drüsenepithelien vielfach erkannt wurden; es sind Ersatzzellen. Eine Cuticula über den Zellen fehlt stets; auch Wimperhaare besitzen sie nicht. Auf das Epithel folgt nach innen eine dünne Grenzmembran und die mit dem Körperboden des Kopfes vielfach verwachsene Muskelschicht[1].

Ich habe die Reaktion der einzelnen Distrikte der Schleimhaut öfter mit möglichster Sorgfalt geprüft und fand die Reaktion des Mundbodens stets sauer, während die Lippen neutral, die Lateralpolster (*lw*, welche die Mündung der Buccaldrüsen bergen, stets alkalisch reagirten.

Die hinter den Lippenwülsten gelegene und medianwärts den Mundboden begrenzende Schleimhaut ist der Hauptrichtung nach längsgefaltet, nur die vor den Kiefern gelegene Partie schien quergefaltet und grenzte nach unten an die bereits erwähnten, die Rinne am Mundboden begrenzenden Längsfalten. Ich will sogleich erwähnen, dass diese mit *L* bezeichnete Gegend die becherförmigen Organe birgt. Wir wollen sie, im Gegensatze zu den die obere Lateralwand des Munddarmes bildenden Lateralpolstern, die untere Lateralwand nennen. Sie setzt sich nach hinten, in der Gegend, wo die Radular-

[1] Ganz ähnliches Epithel, welches jedoch die laterale Mundwand und die Buccaldrüsen bildete, fand ich bei Chitonen (»Organisation der Chitonen der Adria«. II. Studie). Die Reaktion ist mir hier unbekannt.

scheide in den Ösophagus umbiegt, in den Ösophagus fort. Nur bis zu dieser Stelle soll sie den erwähnten Namen führen.

Die obere Lateralwand nannten wir eben »Lateralpolster« *lw*. Es ragt in Form eines langen Wulstes von vorne nach hinten in die Mundhöhle vor: seine erhabene Form rührt lediglich von den es bildenden hohen Epithelzellen her. Es hebt sich sowohl von der unteren Lateralwand als dem Munddache *d* gegenüber scharf ab. Nach vorne hinter dem Kiefer geht es, allmählich niedriger werdend, ohne Grenzen in die übrige Schleimhaut über, so, dass sein Anfang weiter nicht bestimmbar ist. Seine Oberfläche ist längsgefaltet und in der zweiten Hälfte seiner Länge nimmt es die Mündung der bei Fissurella mächtig entwickelten Buccaldrüse auf *ö*[1]. Nach hinten, und weit hinter dieser Mündung, geht es, eben so wie vorne, ohne Grenzen in die Schleimhaut des Ösophagus über. Sein Epithel ist sehr hoch und durch lebhafte Flimmerung ausgezeichnet. Zwischen den indifferenten Flimmerzellen mit dünner Cuticula, finden sich vereinzelte Becherzellen. Die Höhe der einfachen Zellenschicht variirt zwischen 0.12—0,94 mm, woraus geschlossen werden kann, dass neben den größten alle möglichen Übergänge bis zu den kleinsten Zellen vorkommen und dass auf diese Weise die Furchen der Lateralpolster ganz konstante sind. Der Kern der Flimmerzellen liegt in verschiedener Höhe im Zellleibe und man findet auch Zellen mit distal gelegenem Kerne. Auf dieses Epithel folgt eine dünne Muskelschicht. Wenn man frisch aus dem Thiere genommene Lateralpolster mit dem Mikroskope unter schwachen Systemen besieht, erkennt man, dass sie von einer etwas zähen schleimartigen Masse überzogen sind: dieser Überzug ist das Sekret der Buccaldrüsen

[1] Die Buccaldrüsen habe ich auf ihre histologische Struktur nicht untersucht. Ich gedenke dieses in Form einer vergleichenden Arbeit und zwar bei möglichst vielen Vertretern der Gastropoden später einmal mit mehr Erfolg thun zu können. Hier möge über ihre äußere Form, bei den untersuchten Thieren, Einiges mitgetheilt werden.

Bei Fissurella besteht jederseits eine große, doch sehr lockere acinöse Drüse; ihre Acini sind oft sehr lang und schmal. Ein Ausführungsgang ist äußerlich nicht sichtbar, da er, wie bei allen ursprünglicheren Drüsen, äußerst kurz ist. In letzter Beziehung schließt sich Haliotis der ersten Gattung an; bei ihr jedoch ist die Drüse unansehnlicher, weniger verzweigt und die einzelnen Acini sind breiter und platt. Die ganze Drüse ist wie abgeplattet und etwas fettglänzend. Bei den Trochiden ist das Buccaldrüsenpaar, im Gegensatze zu den Angaben älterer Autoren, zu erkennen, doch ist es hier auf einzelne Acini reducirt. Gleich den Zeugobranchiern fehlt auch hier ein längerer Ductus excretorius.

auch schlechthin Speicheldrüsen der Autoren. Das Sekret reagirt, wie erwähnt wurde, alkalisch.

Nach oben folgt auf die Lateralpolster das Munddach, dessen Epithel zu anderen Theilen der Mundwand an Höhe bedeutend abnimmt und sogar kubisch erscheinen kann. Es flimmert nicht.

Unter dem Beginne der Radula und medianwärts von den Buccalknorpeln gewahren wir eine höckerförmige Bildung der Schleimhaut (*rw*), deren ich schon früher unter dem Namen des »Subradularhöckers« kurz gedacht habe. Dies ist eine Einstülpung der Schleimhaut nach innen und ist eine ganz konstante Bildung, wie durch ihre Unterlage, die Grenzmembran und die starke Muskelschicht bezeugt wird. An ihrer Oberfläche zeigen sich viele Querfurchen, wie sie die Abbildung am besten vergegenwärtigt. In Mitte des Höckers sieht man, bei Fissurella wenigstens, eine stärkere Furche, welche ihn in einen hinteren oberen und vorderen unteren Abschnitt zerlegt. Diese Furche fehlt sowohl bei Haliotis wie bei den Trochiden. Das Epithel des Höckers ist ein hohes, cylindrisches und wimperloses mit einem etwas dickeren cuticularen Überzuge. Die einzelnen Zellen führen das schon erwähnte gelbe, körnige Pigment. Zwischen diesen Zellen kommen nur noch Becherzellen vor, die innerhalb der Mundhöhle, mit Ausnahme des Bodens derselben, gleichmäßig vertheilt sind. Andere Zellenarten, etwa Sinneszellen, welcher Art sie sein mögen, fehlen am Subradularhöcker. Zwei Nerven, die ich bei Beschreibung des Nervensystemes mit dem Namen »Subradularnerven« belegt hatte, treten von hinten zu diesem Höcker, ohne zuvor in Ganglien überzugehen.

Es ist nun die Frage, wie eigentlich der Subradularhöcker seiner Funktion gemäß aufzufassen sei. Die Antwort wäre nicht leicht zu geben, wenn die Chitonen[1] nicht einen Fingerzeig böten. Bei diesen Thieren findet sich an einer dem Subradularhöcker entsprechenden Stelle, ein eigenartiges Sinnesorgan, welches vielleicht auch bei Patellen anzutreffen sein wird. Zwei aus dem unteren Theile des Schlundringes entspringende Nervenstränge treten von hinten zu diesem Sinnesorgan, nachdem sie sich in ein Paar dem Sinnesorgan von hinten anliegende Ganglien einsenkten[2]. Diese Ganglien versorgen das Sinnesorgan. Dieses ist, wie ich in genannter Schrift

[1] l. c. II. Studie. pag. 5.
[2] l. c. I. Studie. pag. 6.

angab, eine Einbuchtung der Schleimhaut von ganz konstanter Form. In den Einzelnheiten auf jene Arbeit über Chiton verweisend, sei hier nur erwähnt, dass das Subradularorgan aus dreierlei Zellenarten zusammengesetzt ist. Erstens aus wirklichen Sinneszellen mit Sinneshaaren: dann aus Zellen, deren percipirende Bedeutung nicht erwiesen werden konnte und schließlich aus indifferenten Wimperzellen mit Einlagerungen von gelbgrünen Pigmentkörnchen. Ich habe nun nachgeforscht ob jüngeren Formen, wie es die Doliiden und Muriciden sind, ein Subradularhöcker und jener Nerv, den ich bei Rhipidoglossen als Subradularnerv benannte, zukömmt. Ich konnte mich überzeugen, dass dieses nie der Fall ist.

Meiner Ansicht nach könnte man nach dem Mitgetheilten den Subradularhöcker wie folgt erklären. Das Subradularorgan der Placophoren und Patellen (?) repräsentirt Nervenenden eines uns der Funktion nach weiter nicht bekannten Sinnesorganes, welches bei fortschreitender Stammesentwicklung durch den Nichtgebrauch aufgehoben wurde. Mit diesem stufenweisen Abgange der Funktion hat sich bei Rhipidoglossen zwar ein Rest des Subradularorganes im Subradularhöcker erhalten, doch fehlen bereits Sinneszellen wie auch die Subradularganglien. Bei den jüngeren Prosobranchiern ist selbst der Höcker geschwunden und auch der bei Rhipidoglossen vorhandene Subradularnerv ist nicht mehr nachweisbar.

Dieser Erklärung stellt sich nur ein scheinbarer Einwurf entgegen. Man könnte nämlich sagen, dass mit dem Aufhören der percipirenden Nervenendigungen innerhalb des Subradularorganes sich nicht bloß die Ganglien rückbilden mussten, sondern auch die zu ihnen tretenden zwei Commissuren und wir dann bereits bei Rhipidoglossen keine Nerven mehr antreffen können. Dieser Einwurf ist jedoch zurückzuweisen, denn ich habe in meiner Abhandlung über Chiton erwähnt, dass aus der Commissur zu den Subradularganglien, bevor sie in diese eintreten, je ein Nerv zu einem unpaaren halbmondförmigen Wulste von Flimmerepithel abgeht[1]. Wenngleich nun der Flimmerwulst in seiner früheren Gestalt sich bei Rhipidoglossen nicht nachweisen lässt, so ist es immerhin möglich, dass er in dem, der nächsten Nachbarschaft des Höckers angrenzenden Flimmerepithel, welche Gegend ich auf Fig. 26 mit *x* bezeichnete, noch enthalten ist. Man könnte also auf obigen Einwand erwiedern, dass das Subradularganglienpaar sammt seinen

[1] l. c. I. Studie pag. 6. und II. Studie.

zwei Commissuren sich zwar rückgebildet habe, der Nerv jedoch, der von der Commissur abtritt sich in Form des Subradularnerven erhielt.

Ich will nun zur Beschreibung der unteren Lateralwand, also desjenigen Theiles der Mundhöhlenwände übergehen, welcher die Endigungen der Geschmacksnerven, die becherförmigen Organe, in sich birgt. Nachdem ihrer äußeren Erscheinung schon gedacht ward, soll nur über ihre histologische Zusammensetzung gesprochen werden. Ihr Epithel ist cylindrisch und von etwas variirender Höhe: über den Zellen liegt eine mäßige Cuticula. Diese Zellen flimmern nicht, erst an den Lateralpolstern beginnt die Flimmerung. Der Zellkörper umschließt einen im unteren Drittel gelegenen länglichen Kern. An Serienschnitten von genügender Dünne erkennen wir zwischen den indifferenten Zellen die Geschmacksbecher oder becherförmigen Organe eingeschaltet (Fig. 27 u. 28). Wie viele solcher Organe auf jeder Seite vorhanden sind, kann ich mit voller Sicherheit nicht angeben, doch kann ich nach Serienschnitten mit Gewissheit behaupten, dass ihre Zahl 14 nicht überschreitet[1]. Manchmal liegen sie weit aus einander und vereinzelt (Fig. 27), ein anderes Mal zu zweien und dreien näher an einander gerückt (Fig. 28). Überhaupt scheint in ihrer Lagerung keine Regelmäßigkeit ausgesprochen zu sein. Sie finden sich in der Mundhöhle[2] nur an der angegebenen Stelle und erstrecken sich etwa von der Kiefergegend bis zu jener Stelle, wo der Mundboden endet. Ich habe ihren Distrikt auf Figur 26 mit *L* bezeichnet.

Ist die betreffende Stelle, an der becherförmige Organe liegen, in ausgedehntem Zustande gehärtet worden, wie in Fig. 27 links, so sieht man die oberen Enden der Geschmacksbecher geräumig. Man erkennt, dass die Cuticula sich nicht über ihre Oberflächen erstreckt, vielmehr am Becherrande allmählich aufhört. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man in den meisten Fällen in gewissen Abständen glänzende, etwas konische und zugespitzte Gebilde aus dem Becher vorragen. Man sieht auch gut, dass nicht alle Zellen des Bechers jene Sinnesnadeln tragen, dass vielmehr nur jede zweite Zelle solche besitzt. Die schön ovoiden Kerne der Zellen liegen im unteren Theile des Zellkörpers.

---

[1] Im Verhältnisse zu jener der Chitonen jedenfalls eine beträchtliche Zahl.

[2] Wie das Kapitel über die Seitenorgane beweist, ist mir die äußere Haut bekannt; ich kann mit Gewissheit behaupten, dass außerhalb der Mundhöhle bei unseren Thieren keine becherförmigen Organe vorkommen.

und in ungleicher Höhe. Der ganze Becher zeichnet sich dabei von seiner Umgebung durch eine gewisse Helle aus, und seine Zellen sind pigmentlos. Die Höhe der Geschmacksbecher variirt bei Fissurella zwischen 0,32—0.36 mm: die höchsten sind bei Haliotis 0,39 mm. Es trifft sich, wie unsere Abbildung darstellt, dass die Becher mit den umgebenden Zellen gleiche Höhe einhalten: doch kann man auch zwischen sehr hohen Zellen relativ kleine Sinnesbecher eingeschaltet sehen. Daraus geht hervor, dass die Becher eine gewisse Höhe nicht überschreiten. Die Becher liegen manchmal wie in Gruben zwischen sehr hohen Epithelien (Fig. 28). Oft scheinen, wie ich dieses zu wiederholten Malen sah, die Becher bei eingetretener Faltung der Schleimhaut sich etwas nach oben zu verengen, wie dieses in Fig. 27 rechts dargestellt ist.

Isoliren wir frisch aus dem lebenden Thiere genommene Epithelflächen der unteren Lateralwand in einem Gemisch von Glycerin, Essigsäure und Überosmiumsäure, welches mit etwas Wasser verdünnt wurde, so gelingt es öfter die Elemente der Geschmacksbecher neben einander, doch getrennt von einander, anzutreffen. Wohl am besten zu solchen Präparaten eignet sich wegen der größeren Elemente, Haliotis.

Solche Isolationspräparate, die selbstverständlich im frischen Zustande untersucht werden sollen, bestätigen die an Querschnitten gehärteter Objekte gewonnenen Resultate. Wir erkennen nämlich, dass die Geschmacksbecher aus zweierlei Elementen, ähnlich jenen der Vertebraten, zusammengesetzt sind (Fig. 30 *a*). Die einen dieser Zellen, die Sinneszellen, sind lange, mehr oder weniger schmale Gebilde mit ovalem, großen Kerne, welcher den basalen Abschnitt des Zellleibes einnimmt. Schrumpft der Zellleib nach längerem Liegen in der Macerationsflüssigkeit und nimmt er die Form eines Fadens an, so erscheint der Kern wie ein Knoten innerhalb des Fadens. Der glänzende Kern ist granulirt und in keinem Falle konnte ich, wenngleich ich aufmerksam danach forschte, ein deutliches Kernkörperchen auffinden. Das distale Ende des Zellleibes ist abgestutzt und der schon erwähnte Sinnesfortsatz, die »Sinnesnadel«, sitzt ihm hier auf (Fig. 30 *a b*, Fig. 25). Diese ist glänzend und von konisch zugespitzter Gestalt, wobei sie, ähnlich wie es F. E. Schulze[1] für die gleichnamigen Zellen der Wirbelthiere beschreibt, nach der

[1] »Über die Geschmackspapillen der Froschlarve.« Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. VI.

einen Seite etwas gekrümmt ist s. Abbldg.). Ich glaube nicht annehmen zu können, dass dieser Fortsatz im Leben länger wäre und erst durch den Einfluss der Reagentien sich verkürzte, indem er theilweise aufgelöst wurde. Eine solche Auflösung resp. Zerfall in Kügelchen beobachtete H. Eisig an den Sinneshaaren der Seitenorgane der Capitellen und ich an gleichen Organen unserer Schnecken. Eine solche Annahme ist aber in dem in Rede stehenden Falle nicht zulässig, denn ich konnte niemals beobachten, dass eine der Sinnesnadeln länger gewesen wäre, im Gegentheil waren alle stets gleich lang: sollte nun der erwähnte Einfluss der Reagentien auch hier statthaben, so müsste man annehmen, dass die Sinnesnadeln nicht immer von gleicher Länge anzutreffen seien, je nach der Einwirkung des Reagens, was, wie wir sahen, nicht der Fall war. Andererseits würde aber auch die verbogene Form der Nadel gegen eine größere Länge plaidiren.

Der Zellkörper oberhalb des Kernes ist gleich breit, etwas hell, ohne Granulation[1]. F. E. Schulze berichtet, dass der Zellkörper oberhalb des Kernes bei den Geschmacksbechern in der Mundhöhle von Amphibienlarven nicht gleichmäßig lichtbrechend sei, sondern dass auf ein weniger lichtbrechendes Stück ein gleich großes von stärkerer Lichtbrechung folge etc.: mir glückte es nicht bei diesen Sinneszellen der Mollusken ein solches Verhalten zu beobachten.

Der Zellleib unterhalb des Kernes verjüngt sich in einen an Macerationspräparaten mehr oder weniger längeren, in den meisten Fällen varicösen Faden. Es trifft sich jedoch auch, dass dieser Nervenfaden nicht varicös ist, sondern dass er glatt und bandartig sich darstellt. Der in der Flüssigkeit flottirende Faden kann dann in manchen Fällen noch im Zusammenhange mit einer Ganglienzelle angetroffen werden (Fig. 25). Nur selten habe ich erkennen können, dass der Nervenfaden nicht mit dem Körper der Epithelzelle, wie dieses die meisten Objekte vortäuschen, verschmolz, sondern bis zum unteren Ende des Kernes innerhalb des Zellleibes verlief Fig. 30 *b*. Die Grenzmembran unter den Sinnesbechern ist durchlöchert und bei sorgfältiger Beobachtung gewahrt man auch an Schnitten, dass je ein Nervenfaden durch eine solche Öffnung zur Sinneszelle tritt. In manchen Fällen konnte ich an sehr dünnen

[1] Allerdings habe ich nur mit einer vorzüglichen Wasserimmersion, Reichert System Nr. XI Oc. 2, beobachtet.

Schnitten selbst den Zusammenhang mit Ganglienzellen erkennen, welchen man an Macerationspräparaten selten sehen wird, da bei der Feinheit des Objektes, selbst bei noch so vorsichtigem Auspinseln, die Ganglienzelle abreißen wird; nur in zwei Fällen gelang es mir auf diese Weise die Epithelzelle mit der Ganglienzelle zusammenhängend zu erhalten. Den einen Fall bildete ich in Figur 25 ab; hier lagen zwei Ganglienzellen, von welchen die obere tripolar, die untere bipolar war, über einander. Sämmtliche Fortsätze der Ganglienzellen waren sog. Protoplasmafortsätze. Die zwei oberen Fortsätze der oberen Zelle verbanden sich je einer mit je einer Sinnesepithelzelle. Somit versorgte eine Ganglienzelle zwei Epithelzellen.

Die Ausbreitung der Nerven unter dem Epithel ist mir nur auf Querschnitten bekannt geworden. Man sieht öfter Ganglienzellen sowohl unter den Sinnesbechern, wie auch an anderen Orten im subepithelialen Gewebe und zwischen den Muskelbündeln liegen (Fig. 27, 31); man erkennt, dass viele unter ihnen mit einander anastomosiren (*b*). Auch bemerkt man manchmal feinere Nervenfäden längere Strecken hindurch verlaufen und dann sich theilen. Zwischen kleineren Zellen finden sich auch größere. In Fig. 31 bildete ich aus der Nähe einer Bechergruppe einen Fall ab, wo vier Ganglienzellen mit einander verbunden waren und eine andere frei daneben lag. Wenn uns nun auch Querschnitte nicht das volle Bild wie Flächenpräparate gewähren, so glaube ich aus dem Mitgetheilten doch entnehmen zu dürfen, dass die feinen Äste der Geschmacksnerven in der unteren Lateralwand einen Plexus bilden, dessen Knotenpunkte Ganglienzellen einnehmen. Aus Ganglienzellen treten Fortsätze zu den Sinnesepithelien, wie die direkte Beobachtung lehrt. Es wird hier wohl ein ähnlicher Nervenplexus vorliegen, wie ich an Flächenpräparaten aus den subepithelialen Lagen des Subradularorganes der Chitonen beschrieben habe[1]. Solche periphere Nervenplexusse mit eingestreuten Ganglienzellen werden aber bei den Mollusken überall zu finden sein, wo sensible oder selbst motorische Nervenendigungen statthaben; sie sind nicht die Endigungen selbst, sondern aus ihren Ganglienzellen treten Fortsätze zu jenen.

Ich will nun die andere Zellenart der Geschmacksbecher, die Stützzellen, besprechen. Sie sind ähnlich den Sinneszellen lange Cylinderzellen mit abgestutztem distalen Ende, welches keine Sinnes-

[1] l. c. II. Studie pag. 18. Fig. 58, 59.

nadel trägt. Der ovale, dem einer Sinneszelle durchaus ähnliche, Kern liegt basalwärts. Der unter dem Kerne gelegene Zellkörper verlängert sich noch ein wenig, um dann, ohne zuvor in einen Nervenfaden überzugehen, ausgezackt zu enden Fig. 30 *a*. Mit diesen Auszackungen sitzen die Zellen in der Grenzmembran fest. Der Zellkörper ist weniger hell als der der Sinneszellen, doch im Übrigen jenen gleich. Granulationen sind auch hier nicht zu sehen und auch Pigmentkörnchen fehlen.

Frühere Autoren, wenn ich nicht irre auch M. Malbranc, nehmen an, dass diese Stützzellen die Sinneszellen bei Wirbelthieren mantelartig umhüllen und nennen sie daher »Mantelzellen«. F. E. Schulze hält diese Annahme für unwahrscheinlich. So weit meine Kenntnis über Geschmacksknospen der Wirbelthiere reicht, liegen die Stützzellen, mit diesen in gleicher Zahl, zwischen den Sinneszellen. Durch den Befund bei den Mollusken wird letztere Annahme vollends bekräftigt. Wir finden hier, auf Schnitten Fig. 27, 28, die zwei Zellenarten im Sinnesbecher gleichmäßig vertheilt. Bei Chitonen, wo ich der Geschmacksbecher gleichfalls gedachte, sind die Verhältnisse ähnlich, wie ich es jetzt dargestellt habe, nur ist zu bemerken, dass die Sinnesbecher dort nicht in der Lateralwand, sondern im Mundboden zwischen indifferenten Flimmerzellen liegen.

Ich hätte nun noch eines drüsigen Gebildes in der unteren Lateralwand zu gedenken. Innerhalb des Epithels fallen oft schon auf den ersten Blick den Geschmacksbechern nicht unähnliche Gebilde auf: bei schwachen Vergrößerungen wäre man geneigt, solche für becherförmige Organe zu halten und so für jene eine bedeutendere Zahl anzunehmen. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man jedoch, dass die Elemente dieser in Rede stehenden Gebilde breite Zellen sind, die einen kugelrunden Kern enthalten (Fig. 33). Letzter Umstand, sowie der Mangel von Sinnesnadeln mussten in mir an der Bedeutung dieser Gebilde als Geschmacksorgane Zweifel erwecken. Nach Durchmusterung vieler solcher Gebilde, die oft zu 3 bis 6 unweit von einander liegen, kam ich zu dem Resultate, dass sie drüsiger Natur seien. Ich will sie »Drüsenbecher« nennen. Gewöhnlich bilden sie, auf Schnitten, 4—6 Zellen. Ich habe aber auch Drüsenbecher gesehen, welche im Längsschnitte bis 17 Zellen zeigten und dann weniger becherförmig waren; in solchen Fällen war die Drüsenfläche groß. Die Höhe des Organes variirt nach der Höhe des betreffenden Epithels, in welchem es liegt, denn wie ich gleich bemerken will, kommen Drüsenbecher nicht nur in der unteren Lateralwand, sondern auch im Dach-

epithel vor: besonders ist die über und etwas hinter den Kiefern gelegene Dachwand reich an ihnen, wo ihre Höhe 0,12 mm nicht überschreitet. Sie liegen hier zu 7—8 unweit von einander. In der unteren Seitenwand erreichen sie selbst eine Höhe von 0,19 mm. Ihre Elemente sind hohe, breite Zellen mit einem runden großen Kerne, welcher die Mitte des Zellleibes einnimmt. Letzterer ist selbst bei schwacher Vergrößerung granulirt und wird von Karminammoniak nicht gefärbt: er ist heller wie der der indifferenten Zellen. Sekrettropfen innerhalb des Zellleibes habe ich nicht beobachtet. Ob die über den Zellen gelegene Cuticula durchlöchert sei, ist mir nicht bekannt geworden. Die Drüsenbecher, mögen sie in der unteren Lateralwand oder im Dache liegen, sind stets niedriger als die sie umgebenden Zellen, so dass sie dann in einer Vertiefung liegen (s. Abbldg.).

Die untere Lateralwand ist frei von einzelnen »Becherzellen«, doch kommt ihr noch eine acinöse Drüse, welche ich eben besprechen will, zu. Bei Haliotis lagert diese Drüse etwas hinter dem jederseitigen Kiefer und mündet in der nächsten Nähe des inneren, hinteren Kieferrandes Fig. 38). Bei Fissurella mündet sie etwas weiter nach hinten. In ihrer Form, die ich nach Schnitten erkannte, ist es eine kleine Haliotis, oder etwas größere (Fissurella acinöse Drüse mit langem, relativ weitem Ausführungsgange (s. Abbldg.). Da die Muskulatur der Schleimhaut an dieser Stelle bereits innig mit jener der Unterlage verwachsen ist, so liegt die Drüse fest in diesem Gewebe. Ihre Zellen sind niedrig, fast kubisch, zart, hell, und meist fein granulirt (Fig. 39). Diese Zellen tragen keine Cilien und schmiegen sich fest an einander; auch eine cuticulare Verdickung des Zellleibes fehlt. Der große Kern ist mehr oder weniger rund: ihre Lage ist nicht immer in gleicher Höhe.

Eine Grenzmembran wird durch Karmin intensiv tingirt, doch wie weit der Drüse eine selbständige Muskulatur zukommt, konnte wegen der starken Verfilzung mit der Unterlage nicht ermittelt werden.

Dieser Besprechung der unteren Lateralwand füge ich noch einige Bemerkungen über die Becherzellen der Mundhöhle bei.

Sie finden sich mit Ausnahme der unteren Lateralwand und des Mundbodens überall in den Wandungen der Mundhöhle vor. Je nach der Höhe des betreffenden Epithels variirt auch ihre Höhe: die niedrigsten von 0,14 mm findet man im Munddache, während die höchsten in den Lateralwülsten bis zu 0,45 mm reichen. Die Becherzellen ent-

sprechen in jeder Beziehung jenen, die F. E. Schulze[1] bei Wirbelthieren schilderte. Die Zelle besteht aus einer nach oben offenen Theca, welche auch in situ von keiner Cuticula überdeckt wird, sondern diese ist an der Stelle, wo eine Becherzelle liegt, jeweils durchbrochen (Fig. 35, 36). Die Theca kann dabei von verschiedener Gestalt sein (Fig. 34): entweder ist sie gleichmäßig weit und wird nur am Ende schmal, wo sich eben ihre Öffnung findet. Es giebt aber auch Formen, wo die Theca in ihrer Mitte oder am oberen letzten Drittel bedeutend erweitert ist und sich erst an der Öffnung verengt. Nach unten zu, unter dem Kerne, verschmälert sich der Zellleib um ein Bedeutendes, was an isolirten Zellen stets deutlich zu beobachten ist: ihr basales Ende ist dann nach Art vieler anderer Zellen ausgezackt. Mit diesen Fortsätzen kann sie sich in die Grenzmembran festsetzen. Man wird dann aber auch Zellen finden, welche an der basalen Hälfte ausgebuchtet sind und sich nach oben zu verschmälern. Am unteren, basalen Viertel der Zelle nimmt das granulirte Protoplasma (im Sinne »Protoplasma« plus »Paraplasma« Kupffer's) nur einen geringen Theil der Zelle ein; dabei ist es ähnlich wie bei den Fischen vertheilt, d. h. nach oben und außen an den Wänden der Theca ausgedehnt, nach der Mitte zu vertieft. Die Zelle erscheint so von ihrer Oberfläche aus ausgehöhlt, konkav. Der stets runde Kern liegt inmitten dieses unteren Abschnittes.

Tingirt man die eben beschriebenen Zellen mit ammoniakalischem Karmin, so färbt sich nur der Kern, während die anderen Theile der Zelle ungefärbt bleiben; die Theca erscheint wie zuvor mattglänzend. Um so auffallender muss es sein, dass bei manchen Becherzellen, die in toto oder auf Schnitten gefärbt wurden, außer dem Kern noch die oberhalb des sog. Protoplasma gelegene Substanz mehr oder weniger intensiv gefärbt sich findet (Fig. 34 *b*). Man erkennt auch, dass die Masse, die den Farbstoff aufgenommen hat, nicht immer die ganze Theca füllt, sondern entweder inmitten des Bechers liegt oder nur eine seitliche Hälfte desselben einnimmt. An Schnitten (Fig. 36) sieht man ferner, dass das »Sekret«, welches die eben erwähnte Substanz vorstellt, auch als zähe, durch das Reagens gehärtete Masse schon die Mündung der Theca theilweise passirt haben kann, ohne den Zusammenhang mit dem innerhalb derselben befindlichen Sekrete aufzugeben. Bei vorsichtigem Beobachten kann es nie entgehen, dass die einzelnen Becherzellen, sei es auf Schnitten oder

[1] »Über Epithel und Drüsenzellen.« Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. III.

selbst auf Isolations-Präparaten (Fig. 36 *b*), von zwei anderen schlanken Zellen umgeben werden. Dieses sind schmale Gebilde, an ihrem unteren Ende stets breiter und hier den ovalen Kern umschließend. An der Ausbuchtung der Becherzelle sind sie zusammengedrückt und werden an ihren oberen Enden wieder breiter. An nach unten ausgebuchteten Becherzellen sind diese Zellen nach unten schlank und ihr Kern liegt oben. Ich halte diese Zellen für indifferente, in Folge der Ausbildung der Becherzellen etwas modificirte Formen.

Durchmustert man dünne Schnitte durch die Schleimhaut, so erkennt man, dass das Epithel an Stellen, wo Becherzellen liegen, außer den indifferenten Zellen noch eine dritte Zellenart enthält (Fig. 36 *y*), die in ihrem ganzen Wesen von indifferenten Zellen abweichen. Ihr Körper ist auffallend granulirt und umschließt einen, im Gegensatze zu jenem der indifferenten Zellen, runden Kern, ähnlich jenem der Becherzellen. Die Lagerung dieser Zellen ist dabei eine solche, dass je eine solche Zelle stets von zwei indifferenten Zellen begrenzt wird. An Stellen wo die Becherzellen fehlen kommt diese Zellenart nicht vor.

Es hat sich gewiss auch schon anderen Forschern, wie in neuester Zeit W. Flemming[1], die Frage aufgedrängt, wie sich eigentlich eine Becherzelle zum Wesen anderer Zellen verhalte. Dank den schönen Untersuchungen Kupffer's, E. Klein's, W. Flemming's u. A. wissen wir heute, dass der Zellleib sich in zwei Theile sondert, in Protoplasma im engeren Sinne, welches ein Netzwerk oder doch eine granulirte Masse vorstellt und in Paraplasma, welches, wahrscheinlich homogen, das erstere in sich schließt. Nun meint aber Flemming mit Recht, dass man sich in vielen Fällen zu hüten haben wird »und vielseitige Prüfung erforderlich bleibt, ehe man Formverhältnisse in präparirten Zellen als vitale Strukturen hinstellt, so wird man sich vollends vorsehen müssen, Dinge als solche Strukturen zu verwerthen, die mit solchen gar keinen Vergleichspunkt bieten«. — »Als mindestens fraglich erscheinen mir in dieser Hinsicht die Verhältnisse im hohlen Vordertheil der Becherzellen und in den hellen mucösen Drüsenepithelien.« Dabei meint der Autor offenbar nicht, dass die von ihm genannten zwei Zellenarten in gleicher Weise aufzufassen sind. Was die Becherzellen betrifft, so ist ihr Verhalten zwar ein sehr eigenartiges, jedoch lässt sich ihr Wesen leicht verstehen. Hat man recht dünne Schnitte

[1] W. Flemming, »Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung« (pag. 60). Leipzig 1882.

durch Theile des Epitheliums erhalten, wo Becherzellen liegen, so wird man an letzteren, besonders an jenen, die ihr helles Ende noch mit dem glänzenden Inhalte erfüllt zeigen, leicht erkennen (Fig. 35), dass dieser Inhalt (*c*) mit dem unteren granulirten Theile der Zelle, der den Kern in sich schließt, nicht zusammenhängt, sondern dass zwischen beiden ein mehr oder weniger weiter Spalt (*b* sichtbar ist. Nur manchmal, und in seltenen Fällen, sind die beiden durch spärliche, äußerst zarte Fädchen noch verbunden. Ihre Verschiedenheit äußert sich auch darin, dass die obere Masse durch ammoniakalischen Karmin tingirt wird, während die untere in keinem Falle eine Tinktion erfährt. Die untere Masse zeigt eben die den anderen Zellenarten eigene bei stärkerer Vergrößerung (Imm. XI, 3. Reichert netzartig angeordnete Granulation.

Nach dem eben Beschriebenen glaube ich annehmen zu dürfen, dass der untere granulirte Theil einer Becherzelle der Zellsubstanz[1], im Sinne Flemming's, gleich ist, der obere im becherförmigen Theil sich findende aber das Sekret selbst vorstellt. Es wird in der Zellsubstanz erzeugt, dann allmählich in den Becher ausgeschieden und dort angehäuft, bis es durch die allzugroße Anhäufung aus demselben ausgestoßen wird. Diese Annahme gewinnt dann vollends an Sicherheit, wenn wir erwägen, dass es bei den Becherzellen auch Stadien giebt, wo man den Becher leer findet. Ob dabei das Sekret als solches, wie es sich im Becher der Zelle findet, ausgestoßen ward, oder ob es, wie Flemming vermuthet, zuvor noch Veränderungen einging, hat mit jener Annahme nichts zu thun, wenn wir vollends erwägen, dass Sekrettropfen auch nach ihrem Austreten aus dem Zellleibe Veränderungen eingehen können[2].

Übrigens glaube ich nach dem mir Bekannten annehmen zu dürfen, dass die Becherzellen bei verschiedenen Thieren und an verschiedenen Stellen des Körpers nicht dasselbe Sekret liefern.

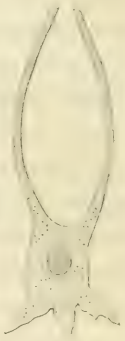
Wir unterscheiden an den Becherzellen den vorderen hohlen Abschnitt, der den Becher vorstellt und das Sekret zu bergen berufen ist, ferner den unteren Abschnitt, der, wie eben aus einander gesetzt wurde, den aktiven Theil der Zelle, die »Zellsubstanz«, vorstellt. Obgleich Fig. 35 diese Verhältnisse verdeutlicht, so glaube ich sie doch

[1] Ich glaube es sei zeitgemäß diese Bezeichnung statt der alten »Protoplasma« zu verwerthen und schließe mich Flemming's Vorschlage (l. c. p. 82) an.

[2] »Organis. d. Chitonen.« I. Studie pag. 23, 32, 46—48.

durch beigegebenes Schema im Holzschnitt mehr zu versinnlichen. Die Zellsubstanz ist hier punktirt, in ihr der Kern: der Bechertheil ist schraffirt. Letzteren Theil glaube ich als einen für den specifischen Zweck umgebildeten Abschnitt der Zellsubstanz, nach Art einer Cuticula, auffassen zu dürfen. Ich habe erwähnt, dass an Epithelien mit Becherzellen, zwischen den indifferenten Zellen, noch eine dritte, schmale Zellenart sich vorfindet, die nach Art der Becherzellen einen runden Kern in sich schließt. Sowohl letzter Umstand, als auch die Thatsache, dass diese Zellen nur in der Nähe von Becherzellen vorkommen, lässt sie als jugendliche Becherzellen deuten, welche Annahme wegen der Unbekanntschaft mit der Genese der Becherzellen jedoch hypothetisch bleibt. Es ist also möglich, dass diese Zellen, wenn sie zu secerniren beginnen, morphologisch noch keine Becherzellen sind. Der am oberen Ende der Zelle sich sammelnde Sekrettropfen würde dann einen gewissen Druck auf die Cuticula ausüben, und letztere würde durchreißen: möglich ist aber auch, dass dieselbe gelöst (?) wird. Durch den nach unten wirkenden Druck wird die Zelle allmählich von oben nach unten ausgehöhlt, ihre Form wird dabei eine breitere (hierfür sprechen die den Becherzellen anliegenden, stark in der Länge komprimirten Zellen und ein Theil der den Kern in sich schließenden Zellsubstanz wird an das basale Ende gedrängt. Der obere Theil der nun becherförmigen Zelle geräth aber außer Thätigkeit und empfängt nun seine definitive Aufgabe als Reservoir für das Sekret.

Fig. 6.



Ich verlasse nun das Epithel der Mundhöhle, um Einiges über das zwischen der Muskulatur der Mundschleimhaut und theilweise auch unter der Grenzmembran gelegene Bindegewebe anzuführen. Dabei soll noch einer unter der Radulascheide der Fissurella gelegenen Drüse gedacht werden.

Das erwähnte Bindegewebe habe ich nur in so fern studirt, als es sich beim Studium des Epitheliums an Schnitten unbedingt aufdrängte. Somit beschränkt sich meine Kenntnis auf mit Karmin tingirte Objekte und eine Untersuchung, die sich auch auf andere Methoden des Präparirens stützte, bleibt wünschenswerth.

Nur selten fand ich die runden bis ovalen losen Bindegewebszellen (Leydig) mit kleinem stets rundem Kerne und Einlagerungen von Stoffwechselprodukten in der Zellsubstanz, zwischen der Musku-

latur oder dem fibrillären Bindegewebe gelagert[1] (Fig. 27 *d*). Eine andere Art des Bindegewebes erscheint oft in ausgedehnter Weise und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass der ganze Munddarm von solchen, vermischt mit den Muskeln, mehr oder weniger umhüllt wird. An Schnitten habe ich dieses Gewebe auch ohne Muskeleinlagerungen sehen können. Es erschien hier in größeren, unter einander mehr Fig. 32) oder weniger (Fig. 31 *ro*) netzartig verbundenen Bündeln. Die Fibrillen waren sehr deutlich und innerhalb dieser waren Kerne von länglicher Form erkennbar. Dort wo die reticuläre Form des Gewebes besser ausgeprägt war Fig. 32, waren die Kerne sehr zahlreich. Sie tingirten sich sehr schön, während das Gewebe, wie die daneben liegenden Muskelbündel, weniger intensiv gefärbt war.

Eingehendere Untersuchungen werden sich gewiss lohnen.

Oft traf ich auch spindelförmige Bindegewebszellen innerhalb der Muskulatur an (Fig. 36), die selbst, wie auf der Figur ersichtlich, eine in Schleimklumpen sich äußernde Metamorphose eingehen konnten, was bereits von H. Simroth bei Pulmonaten erkannt, jedoch in eine gewiss unzulässige Beziehung zu Becherzellen gebracht wurde. Diese Schleimklumpen glaube ich für pathologische Produkte halten zu dürfen.

Obgleich die schließlich zu erwähnende Drüse außerhalb des Munddarmes liegt und bereits dem Ösophagus angehört, so soll ihrer schon wegen der Eigenthümlichkeit, die sie verräth, gedacht werden. Sie findet sich unter den Rhipidoglossen nur bei Fissurella.

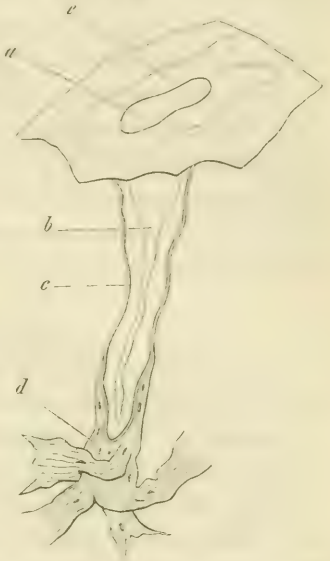
Löst man den Ösophagus an der Stelle, wo die Radulascheide von ihm abzweigt, vorsichtig von den Buccalknorpeln, indem man deren Muskulatur durchschneidet, und legt denselben, ohne die Knorpel zuvor entfernt zu haben, nach der einen Seite um, so wird man erkennen, dass derselbe durch ein schmales, orangegelbes, längliches Bändchen unten an den Körperboden befestigt ist. Dieses Bändchen liegt auf der die beiden Buccalknorpel verbindenden Membran, berührt aber erst am Ende derselben die Körperwand. Wird der Ösophagus durch einen seitlichen Längsschnitt vorsichtig geöffnet, so erkennt man bei Lupenvergrößerung, dass jenes gelbe Bändchen inwendig hohl ist und unter der Radula, etwas vor der Stelle, wo die Radularscheide sich ausstülpt, in den Ösophagus mündet. Es ist eine Drüse.

Löst man diese Drüse, indem man ihr oberes Ende mit einem Theile der Darmwand ausgeschnitten, vom Körperboden vorsichtig

[1] Wenn ich nicht irre, werden diese Zellen kurzweg als »Plasmazellen« angeführt. Ich habe sie im Laufe dieser Arbeit mehrmals erwähnt.

ab und bringt sie nach Glycerinaufhellung unter das Mikroskop, so zeigen schwache Systeme, dass ihre Form dem eines langen, engen Sackes gleicht. Sie ist an ihrer Mündung weiter und wird nach unten schmäler, ist somit ihrer Form nach eine tubulöse Drüse (s. Holzschnitt). Sie wird von einer dünnen Membrana propria (*c*) begrenzt, an deren unterem Ende 4—5 bindegewebige Züge (*d*) inseriren, welche die Drüse an den Körperboden befestigen.

Fig. 7.



Das Epithel der Drüse ist einschichtig cylindrisch. Am blinden Drüsenende sind die Zellen am höchsten und nach der Mündung zu nehmen sie allmählich an Höhe ab. An der Mündung ist das Epithel noch höher als das der Umgebung, wodurch ein ringförmiger Wulst (*e*), dessen vordere Seite in zwei Hörner ausläuft, entsteht. Ich habe die Elemente des Epitheliums mehrere Male durch die schon erwähnte Flüssigkeit ganz frisch isolirt untersuchen können. Betrachtete ich so die mit gelben Pigmentkörnchen erfüllten Zellen (Fig. 10) genauer, so erkannte ich am basalen Ende den ovoiden Kern, und sah zugleich, dass die Zellbasis, nach Art vieler anderen Cylinderepithelien, in mehrere kurze Fortsätze auslief, vermöge welcher sie sich in der Grenzmembran befestigte. Nach oben zu wurde der Zellkörper weiter, oft sogar nach Art der Becherzellen ausgebuchtet. Granulirte Zellsubstanz, nach Art der Becherzellen, war jedoch nicht zu erkennen. Merkwürdig erschien es, dass das distale Ende dieser Zellen offen war, wobei der Rand der Öffnung ganz regelmäßig, nach Art einer Krone, gezackt erschien. Da ich meinem Befund Anfangs nicht recht traute, wiederholte ich das Studium dieser Zellen, doch jedes Mal zeigte sich die erwähnte Auszackung, die etwa mit kurzen Wimperhaaren durchaus nicht verwechselt werden konnte: die Mündung war stets deutlich. Ich zeigte auch anderen Fachgenossen diese Zellen, welche meinen Befund bestätigten. Da ich, wie gesagt, eine gekörnte Zellsubstanz, wie sie Becherzellen zeigen, mit denen diese Zellen gewisse Formgleichheit haben, nicht sehen konnte, und die Pigmentkörnchen weit

in die Zelle hinaufreichen, ohne das obere Zellenende zu erreichen, so schließe ich daraus, dass die aktive Zellsubstanz hier einen bedeutenden Theil des Zellkörpers einnimmt. Es muss aber, nachdem die Zelle nach oben offen ist, angenommen werden, dass eine Art von Becherzellen auch hier vorliege, welche jedoch nur etwa das obere Viertel des Zellkörpers vorstellt, bis da wohin die Pigmentkörner reichen. Das Sekret dieser Zellen ist mir unbekannt, denn obgleich ich auf Fig. 40 *a*, zwischen je zwei Zellen öfter kleinere Kügelchen von mattem Schimmer austreten sah, neben denen Pigmentkörnchen lagen, so möchte ich hierbei eher an eine gewaltsame Entleerung der Zelle glauben. Nach oben in der Drüse werden diese Zellen bedeutend niedriger (Fig. 40 *b*). Über die Bedeutung dieser Drüse bin ich im Unklaren geblieben.

Nachtrag zu Seite 53.

An den Muskelfasern der Haut wird man nur in den allerseltensten Fällen Kerne erkennen. An Querschnitten gut tingirter Amoniakal. Karmin) Muskelfasern erkennt man vielmehr, wie dieses Huguenin richtig erkannte, die Muskelfaser aus zwei Theilen gebildet, die sich durch die verschiedene Färbung zu erkennen geben. Eine äußere Schicht (Fig. 5) von geringer Dicke wird äußerst blass rosa gefärbt, während die innere Kernzone sich intensiv röthet. Mit dieser äußeren Schicht nun verschmilzt, einen hügelförmigen Vorsprung bildend, der Fortsatz der Ganglienzelle. Von einem weiteren Verhalten habe ich allerdings keine Kenntnis[1].

[1] Ganz ähnliche motorische Nervenendigungen finden sich an der quergestreiften Mitteldarmmuskulatur der Gattung Meloë (proscarabaeus, violaceus) unter den Wirbellosen. Hier findet man über der Darmmuskulatur ein breitmaschiges Netz von gröberen und feineren Nerven, dessen Knotenpunkte kleine Ganglien bilden, und von 6—8 Zellen eingenommen werden. Die peripheren Fortsätze der Zellen einigen sich zuvor zu einem Stamme, trennen sich aber alsbald wieder; diejenigen, die sich nicht mit Nachbarganglien verbinden, begeben sich je zu einer Muskelfaser, um dieselben zu versorgen. Solche Fortsätze sind oft sehr lang. Bei der Vereinigung mit der Muskelfaser geht die Nervenhülle in die Muskelhülle über. Die Vereinigungsstelle springt etwas hügelartig vor und erscheint gekörnt. Von dieser Körnung aus sieht man dann an mit Osmiumsäure behandelten Objekten (Zupfpräparat) feine etwas variköse, äußerst zarte und kurze Fäden in den Muskel ausstrahlen. Ein Kern ist an der Vereinigung nicht vorhanden, wie denn diese Stelle auch bedeutend mächtiger ist als die spärlichen Muskelkerne; doch scheinen mir diesen Ausstrahlungen, die eventuell netzartig sich verbinden dürften, zarte von den Kernen der Muskelkörperchen verschiedene Kerne anzulagern, wie dieses ja L. v. Thanhoffer für die Skeletmuskeln der Insekten ausführlicher beschreibt (s. Beiträge z. Histologie und Nervenendigung der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXI).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Fissurella costaria. Die Kopfhaut ist von rechts geöffnet und nach links umgeschlagen, so dass die Buccalmuskulatur *bm* und der Munddarm mit der rechten Buccaldrüsse *r.bd.* zu sehen sind. *k.* Kropf, *rv.* Radulascheide, *r.* Radula, *C.* Cerebralganglion, *md.* Nerv des Mundhöhlendaches, *n.* Nerv der Buccaldrüse, *vd.* oberer Ösophagealnerv, *t.* Nerv des Peritoneums, *f.* Nerv der Radulascheide, *n.* zweiter Nerv der Kopfhaut. Die Nerven des Fühlers und des Auges sind blau.

Tafel II.

Fig. 2. Nervensystem von Fissurella costaria. *C.* Cerebralganglion. *cc.* Cerebralcommissur, *1* Rüsselnerv, *2* und *3* Nerven der Kopfhaut, *4* Fühlernerv, *5* Schnerv, *6* Commissur zum vorderen Eingeweideganglion, *7*, *8*, *9* Nerven der Buccalmuskeln, *y.* gangliöse Verlängerung, aus welcher die Geschmacksnerven entspringen, *vg.* vorderes Eingeweideganglion, *e.* der untere Ösophagealnerv; sonst wie in Figur 1. *a.* Hörnerv, *b.* Cerebropedal-Commissur, *c* Commissur zum vorderen Eingeweideganglion, dessen Fortsetzung *6* ist, *d.* Pleurocerebralcommissur, *n.sr.* Centrum dieser Commissuren, *o.* Otocysten, *n.* Nervus subradularis, *r.pn.* rechter, *l.pn.* linker Mantelnerv, *r.pg.* rechtes, *l.pg.* linkes Pleuralganglion, *c.sp.* Supraintestinal-Commissur, *c.sb.* Subintestinal-Commissur, *v.q.* vordere Querfaserung, *n.s.* Lateralnerv, *m.n.* paariger Fußnerv, *n.n.* unpaarer Fußnerv, *h.q.* hintere Querfaserung.

Fig. 3. Vorderer Theil des Nervensystemes von Turbo rugosus, das rechte Cerebralganglion weggeschnitten. *C.* Cerebralganglion, *y.* gangliöse Verdickung, welche die Geschmacksnerven abgiebt, *i.* Rüsselnerven. *c.* Commissur des vorderen Eingeweideganglions. *nr.* Nervus subradularis, *l.pg.* linkes Pleuralganglion, *l.pn.* linker Mantelnerv.

Fig. 4. Horizontalschnitt aus einem Seitentaster von Fissurella costaria. *c.* Nervenstämmchen, *b.* Ganglienzelle, *a.* Nervenendigung in einer Muskelfaser, *e.* Epithel, *d.* runde Bindegewebszelle. (Vergr. Obj. 8, Oc. 4. Reichert.)

Fig. 5. Querschnitte von Hautmuskeln.

Tafel III.

Fig. 6. Pedalnervensystem von Turbo rugosus. In dem vorderen Abschnitte ist nur der Kopf entfernt; hinten ist der Spindelmuskel und die zu oberst gelegene Hälfte des Fußes entfernt Glycerinpräparat. *ccp.* Commissuren zum Cerebralganglion, *l.pg.* linkes Pleuralganglion.

l.pn. linker, *r.pn.* rechter Mantelnerv, *n.* Lateralnerv, *m.* äußerer Fußnerv, *fv.* Fußvene, *sf.* dritter Seitenfühler.

Fig. 7. Pedalnervensystem von Haliotis tuberculata. *1.* Pleurocerebral-Commissur, 2. Commissur des vorderen Eingeweideganglions, *3.* Cerebropedal-Commissur, *4.* Hörnerv. Die anderen Bezeichnungen wie in der vorigen Figur.

Fig. 8. Pedalnervensystem von Fissurella costaria in situ. An der rechten Seite sind zwei Lateralnerven durch die Leibeswand verfolgt. *M.* Mantelrand, *l.m.* linker, *r.* rechter Schalenmuskel, *p.* Leibeswand, *x.* Seitentasterreihe. Sonst wie vorher. ($1^1/_3$ nat. Größe.)

Fig. 9. Zellen des Leibeshöhlenepithels.

Tafel IV.

Fig. 10. Turbo rugosus. Kiemenhöhle von oben geöffnet; eben so die Körperwand. *K.* Kieme. Vorne im Kopfe ist die Buccalmasse sammt dem Munddarm und vorderen Theil des Kropfes *F.* entfernt, *N.* Niere, *ng.* Nierengang, *p.* Geschlechtsöffnung, *ed.* Enddarm, *Z.* rechte rudimentäre Kieme, *dr.* Hypobranchialdrüse, *c.sp.* Supraintestinal-Commissur, *c.sb.* Subintestinal-Commissur, *g.ab.* hinteres Eingeweideganglion, *n,n'* Nerven des linken Vorhofs des Herzen, *Kg.* Kiemenganglion, *α.* Nerv des Geruchsorganes, *β.*, *γ.* Kiemennerven. Die zwei Mantelnerven sind blau.

Fig. 11. Trochus zizyphinus von oben gesehen. (Die Schale schematisch.) *w.* vorderer, *a'.* hinterer Theil des Randsaumes, *b.* zweiter Seitentaster, *c* Wulst unter demselben, der das Seitenorgan trägt.

Fig. 12. Längsschnitt durch einen Seitentaster von Turbo rugosus. *T.* Taster, *C.* Wulst, *So.* Seitenorgan, *t.* helles Epithel, *L.* Randsaum, *G.* Gefäß, *N.* Nervenstamm, *ln.* Ast für den Randsaum, *tn.* Tastennerv, *hg.* Hauptganglion, *sg.* Ganglion des Seitenorganes.

Fig. 13. Motorische Nervenendigung aus dem Seitentaster von Fissurella costaria. *gz.* Ganglienzelle, *mf.* Muskelfaser, *sp.* Nervenendhügel.

Tafel V.

Fig. 14. Fissurella costaria. Das Thier von oben geöffnet; Kiemen nach außen geschlagen. Das Herz ist sammt den Aorten und dem vorderen Theile des Perikards mit der oberen Körperwand nach links geschlagen. *kr.* Kropf, *P.* Perikardium, *Ed.* Enddarm, *M.* Magen; sein unter der Niere *N* und Leber *L* gelegener Abschnitt ist punktirt angegeben; *Gd.* Geschlechtsdrüse, *g.sb.* Sub-, *g.sp.* Supraintestinal-Ganglion, *r.kg.* rechtes, *l.kg.* linkes Kiemenganglion, *g.abd.* hinteres Eingeweideganglion, *gn.* Nerv der Geschlechtsdrüse, *n.* Nerv an den Darm, *hn.* Nerv der Herzkammer, *Nn.* Nierennerv, *g.g.* Nerv an den Magen. *g.abd.* hinteres Eingeweideganglion. *l.kg.* linkes, *r.kg.* rechtes Kiemenganglion.

Fig. 15. Längsschnitt durch einen Seitentaster von Fissurella costaria. *n.* Nervenstamm, *gl.* Ganglion desselben, *so.* Seitenorgan, *r.* indifferentes Epithel über demselben, *pz.* Pinselzelle, *iz.* indifferente Zelle,

dz. Drüsenzelle, *gz.* Ganglienzellen, *g.* Randgefäß, *p.* dessen Ast an den Taster.

Fig. 16. Seitenorgan desselben Thieres im Längsschnitt. *gl.* Ganglion, *gz.* einzelne Ganglienzellen des Sinnesorganes, *m.* Muskel, *m.l.* Membrana limitans, *b.* runde Bindegewebszellen. (Obj. 8. Oc. 2. REICHERT.)

Fig. 17. Dasselbe in gestrecktem Zustande.

Fig. 18. *a.* Sinneszellen des Seitenorganes, *b.* Sinneszelle und zwei Stützzellen. (Im. XI. Oc. 2. REICHERT.)

Tafel VI.

Fig. 19. Linke Kieme sammt dem frei präparirten Herzen von Fissurella costaria. *K.* Kieme, *ka.* Kiemenarterie, *kv.* Kiemenvene, *af.* After, *l.* Körperwand über dem Perikard *pc.*, *H.* Herzkammer, *v.* Vorhof (linker), *l.kg.* linkes Kiemenganglion, *t.* Nerv des Geruchsorganes, *mk.* Nerv des Peritoneums, *r,r'.* Nerven des Vorhofes, *mr.* Mantelrand, *sm.* linker Schalenmuskel.

Fig. 20. Querschnitt aus der vorderen Herzgegend der rechten Hälfte. Die Kiemenvene ist nicht mehr getroffen. *Hk.* Herzkammer, *Vh.* Vorhof, *ed.* Enddarm, *f.* der Geschlechtsgang in der Muskulatur des Enddarmes gelegen, *n.* Nierengang, *y.* Herzklappe (geschlossen), *p.* Perikardepithel, *O.* Oben.

Fig. 21. Frisches Flächenpräparat von der Vorhofwand von Fissurella costaria; von innen (nach Einwirkung von etwas Essig- und Überosmiumsäure). *m.* Muskel, *n.* Nerv, *z.* große Ganglienzelle, *z* kleine Ganglienzelle. Das Epithel des Perikards *e* ist nach einem Goldpräparate eingetragen. (Obj. 8. Oc. 4. REICHERT.)

Fig. 22. Muskelfaser aus der Herzkammerwand.

Fig. 23. Große Ganglienzellen aus dem Vorhofe des Herzens von Turbo rugosus. *a.* Zelle von oben, *b.* von der Seite, *e.* zwei Zellen durch eine Nervenfaser verbunden. (Imm. XI. Obj. 3. REICHERT.)

Fig. 24. Kleine Ganglienzellen von ebendort. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 25. Ein Stück aus einem Muskel des Vorhofes von Haliotis tuberculata (nach längerer Einwirkung von Überosmiumsäure). *c.* kontraktile Substanz, *n.* Hüllsubstanz, *k.* Kern. (Imm. XI. Oc. 2. REICHERT.)

Tafel VII.

Fig. 26. Mundhöhle von Fissurella costaria von oben durch einen Längsschnitt geöffnet. *m.* Lippe, *l.* Lippenwulst, *j.* Lippenrinne, *k.* Kiefer, *w.* Mundboden, *rw.* Subradularhöcker, *kn.* Buccalknorpel, *r.* Radula (Zähne nicht eingetragen), *s.* Wulst am Beginn des Ösophagus, *lw.* Lateralwulst, *bd.* linke Buccaldrüse, *ö.* Mündung derselben, *p.* Kopfhaut, *t.* untere Lateralwand.

Fig. 27. Schnitt aus der unteren Lateralwand desselben Thieres (Vergr. dieselbe); oben zwei Geschmacksbecher. *a.* große, *b.* kleine Ganglienzellen, *c.* Nervenfaser, *d.* runde Bindegewebszellen.

Fig. 28. Zwei im hohen Epithel liegende Geschmacksbecher von Fissurella costaria. (Schnitt. Vergr. dieselbe.)

Fig. 29. Zwei isolirte Sinneszellen mit anliegenden Ganglienzellen aus dem Geschmacksbecher. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 30. *A.* Isolirte Zellen aus dem Geschmacksbecher von Haliotis tuberculata. *B.* Einzelne Sinneszelle. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 31. Schnitt aus der unteren Lateralwand desselben Thieres, unten Ganglienzellen demonstrirend. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 32. Bindegewebs-Reticulum aus der Umhüllung der Mundwände desselben Thieres mit anliegendem Nervenstamme. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 33. Drüsenbecher aus der unteren Lateralwand desselben Thieres. Schnitt. Vergr. dieselbe.)

Fig. 34. Isolirte Becherzellen aus der Mundhöhle desselben Thieres. *a* einzelne Zellen, *b.* mit anliegenden indifferenten Zellen. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 35. Schnitt aus der Mundwand von Fissurella costaria. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 36. Schnitt durch das Epithel des Munddaches. (Vergr. 8/4.)

Fig. 37. Schnitt aus dem Mundboden desselben Thieres. (8/3 Reichert.)

Fig. 38. Schnitt durch die hinter dem Kiefer gelegene Drüse von Haliotis tuberculata (schwache Vergr.). *dr.* Drüsengang, *mg.* Muskelquerschnitt, *K.* Kiefer, *mz.* Matrixzellen desselben.

Fig. 39. Zellen derselben Drüse desselben Thieres. (Schnitt. Vergr. 8/3. Reichert.)

Fig. 40. Isolirte Zellen aus der Interbuccaldrüse von Fissurella costaria. (Vergr. dieselbe.)

Fig. 1.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Fig. 2
Fig. 4
Fig. 3
Fig. 5

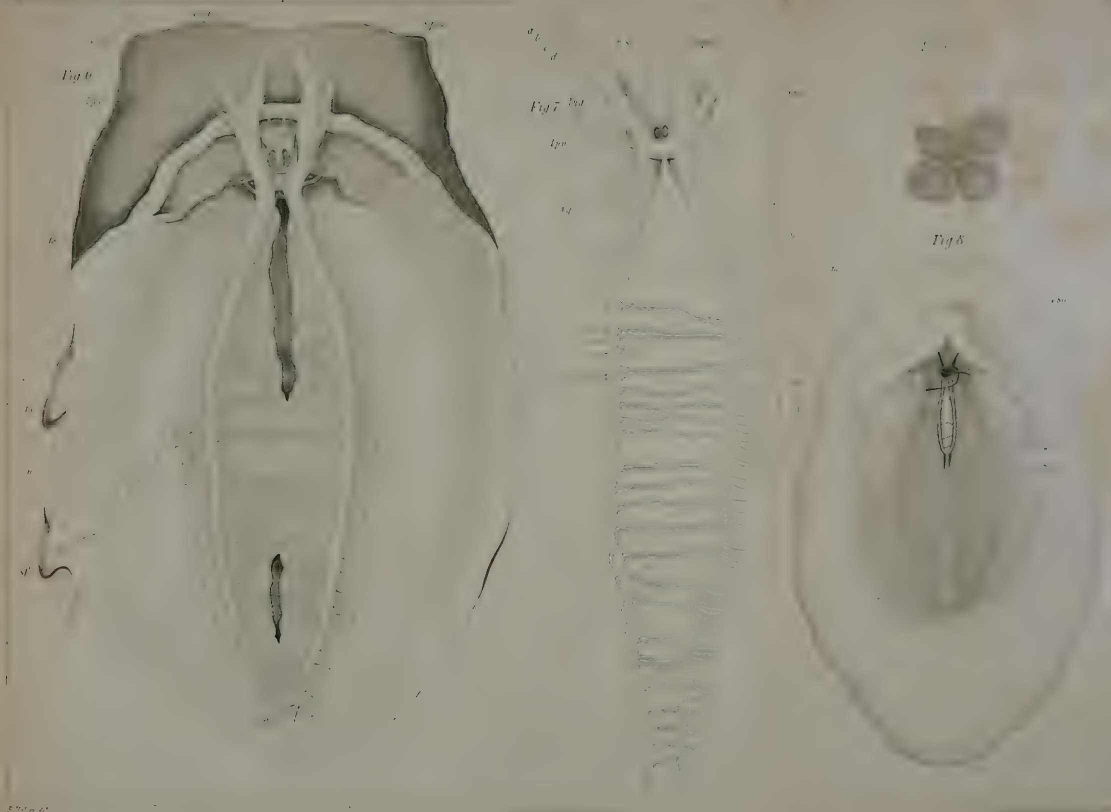


Fig 6
Fig 7
Fig 8

Fig. 16

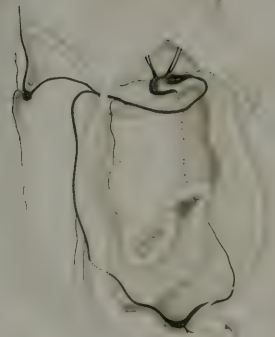


Fig. 14

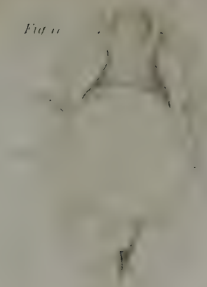


Fig. 12

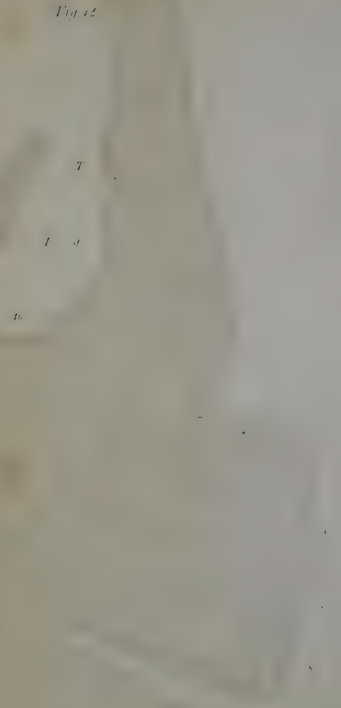


Fig. 15

Fig 15
Fig 16
Fig 14
Fig 18
Fig 17

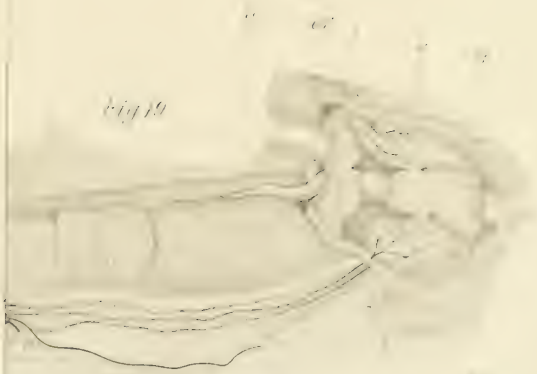


Fig. 19

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

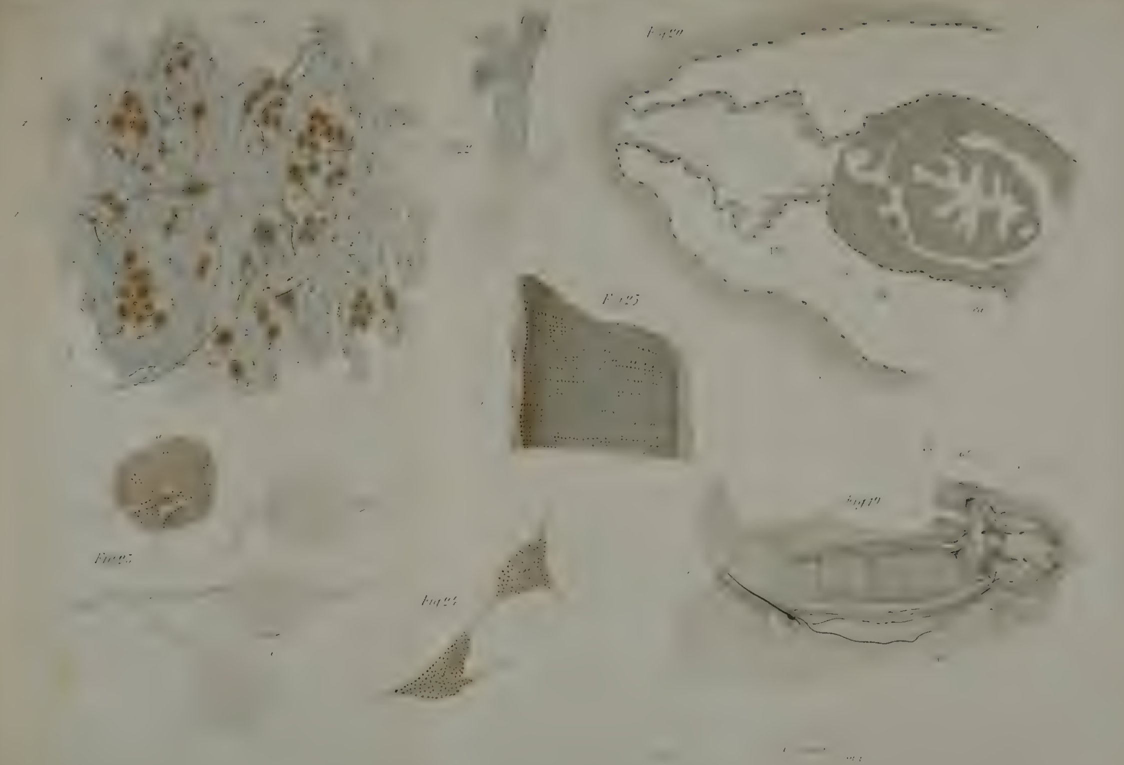


Fig. 20
Fig. 25
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 19

Über Wachsthumsbeziehungen zwischen Rückenmark und Wirbelkanal.

Von

Dr. med. Wilhelm Pfitzner,

Assistent am anatomischen Institut zu Königsberg in Pr.

Dass beim erwachsenen Menschen die Rückenmarksnerven von ihrem Austritt aus dem Rückenmark bis zu ihrem Austritt aus dem Wirbelkanal mehr oder minder steil abwärts verlaufen, dass also der erste Ort stets höher liegt als der letztere, erklärt man allgemein damit, dass das Längenwachsthum des Rückenmarks (oder richtiger, da das Filum terminale eine, wenn auch verkümmerte Fortsetzung des Rückenmarks darstellt: das Längenwachsthum desjenigen Abschnittes des Rückenmarks, der die Spinalnerven abgiebt, hinter dem Längenwachsthum der Wirbelsäule zurückbleibe. Danach könnte man annehmen, und nimmt wohl auch meistens an, dass die Steilheit des Verlaufs der Spinalnerven innerhalb des Wirbelkanals mit dem Alter zunehme und erst beim Erwachsenen seinen höchsten Grad erreiche. Dem ist aber keineswegs so. Abgesehen davon, dass die individuellen Schwankungen ganz enorme sind, ist die Höhendifferenz zwischen Ursprung aus dem Rückenmark und Austritt aus dem Wirbelkanal bei Neugeborenen, ja selbst bei nicht zu jungen Embryonen, im Allgemeinen größer als bei Erwachsenen. Wir sind also hier wieder einmal in der Lage zugeben zu müssen, dass eine a priori noch so plausible Annahme vor den nackten Thatsachen nicht immer Stand hält.

Es scheint wenig Sitte zu sein, den Wirbelkanal auf dem Seciersaal oder bei pathologisch-anatomischen Sektionen öffnen zu lassen, da diese Verhältnisse sonst wohl allgemeiner bekannt wären. Über die Ursprungshöhe der Spinalnerven finde ich nur zwei Angaben.

die von Jadelot[1] und Nuhn[2], die beide auf einer einzigen, an einem erwachsenen Menschen angestellten Untersuchung beruhen. Die beiderseitigen Angaben stimmen zufälligerweise einigermaßen überein und desshalb scheint man sich auch dabei beruhigt zu haben. Ich habe nun auf Anregung des Herrn Geh.-Rath Prof. Dr. Gegenbaur die Richtigkeit dieser Angaben geprüft und bin dabei zu Resultaten gekommen, die ich im Folgenden mittheilen werde.

Untersuchungsmethoden.

Ich habe diese Untersuchungen angestellt theils auf dem hiesigen Seeirsaal, wo die Präparation des Wirbelkanals zu den vorgeschriebenen Aufgaben gehört, theils an Leichen des pathologisch-anatomischen Instituts, die Herr Geh. Hofrath Prof. Dr. Arnold mir zur Untersuchung zu überlassen die Güte hatte — wofür ihm an dieser Stelle nochmals mein Dank ausgesprochen sei —; andernseits an Neugeborenen und Embryonen, so weit sie für solche mehr nebensächlichen Untersuchungen mir zur Verfügung gestellt werden konnten.

Die Leichen sind nach Geschlecht und Lebensalter, die Embryonen nach der Scheitel-Steißbeinlänge geordnet.

Zur Bezeichnung der Ursprungshöhe der Spinalnerven hat man feste Punkte nöthig. Die von Nuhn l. c. gewählten schienen mir nicht praktisch, da die Länge der Wirbeldornen individuell verschieden ist und die Lage ihrer Spitzen durch die verschiedene Krümmung der Wirbelsäule z. Th. nicht unbeträchtlich alterirt wird[3]. Viel vortheilhafter und einfacher schien es mir zu sein, mich direkt auf die Austrittstellen, also auf die Foramina intervertebralia zu beziehen. — Diese Punkte verändern ihre Lage bei stärkerer oder

[1] Malgaigne, anat. chirurg. Paris 1838, II. 26. Citirt nach Nuhn l. c. Das Original war mir nicht zugänglich.)

[2] Nuhn, Beobachtungen und Untersuchungen aus dem Gebiete der Anatomie, Physiologie und praktischen Medicin. Heidelberg. 1849. pag. 11.

[3] Allerdings, hätte sich herausgestellt, dass derselbe Spinalnerv stets in derselben Höhe entspringt, so hätte man, den Bedürfnissen des praktischen Arztes zu genügen, als korrespondirende Punkte solche wählen müssen, die am Lebenden bestimmbar sind, und als solche wären die Dornfortsätze die gegebenen gewesen. Die individuellen Schwankungen sind indess so groß, dass ich von der Frage der praktischen Verwerthbarkeit der gefundenen Resultate glaubte absehen zu müssen und nur den Bedürfnissen der anatomischen Untersuchung Rechnung trug.

schwächerer Krümmung der Wirbelsäule nicht wesentlich. Nichtsdestoweniger habe ich die Vorsicht gebraucht, die Leiche möglichst so zu lagern und zu unterstützen, dass die Krümmung der Wirbelsäule der natürlichen Haltung beim Aufrechtstehen entsprach.

Die Mitte des Zwischenwirbellochs habe ich mit derjenigen Zahl bezeichnet, die dem hindurchtretenden Nerven entsprach. Um Unterabtheilungen zu bekommen, habe ich den oberen Rand des unteren Wirbelbogens mit $^1/_4$, die Mitte des letzteren mit $^1/_2$, seinen unteren Rand mit $^3/_4$ bezeichnet. Demnach bedeutet C 5 die Mitte desjenigen Zwischenwirbellochs, durch das der fünfte Cervicalnerv hindurchtritt, C $5^1/_4$ den unteren Rand desselben Zwischenwirbellochs resp. den oberen Rand des Bogens vom fünften Halswirbel, C $5^1/_2$ die Mitte desselben Bogens, C $5^3/_4$ dessen unteren Rand, C 6 die Mitte des Zwischenwirbellochs zwischen fünften und sechsten Halswirbel; dagegen D $6^1/_2$ die Mitte des Bogens des siebenten Brustwirbels, D 7 die Mitte des Zwischenwirbellochs zwischen siebenten und achten Brustwirbel, etc. etc.

Bei den Nerven konnte ich nach der Präparationsmethode — Aufsägen des Wirbelkanals mit der Doppelsäge — nur die hinteren Wurzeln berücksichtigen, welche Unvollkommenheit jedoch auf das Resultat der Untersuchungen keinen merkbaren Einfluss hat, da in den Ursprungshöhen der vorderen und der hinteren Wurzeln keine erheblichen Differenzen vorkommen. Als Vergleichungspunkt nahm ich die Mitte der Austrittstellen der einzelnen Wurzelfäden, und bezeichnete sie mit der entsprechenden lateinischen Ziffer und den Abkürzungen C (cervicalis), D (dorsalis), L (lumbalis), S (sacralis), Co (coccygeus). C V = C 5 bedeutet also, dass die Mitte des Ursprungs des fünften Cervicalnerven in gleicher Höhe mit der Mitte des für seinen Durchtritt bestimmten Zwischenwirbellochs zwischen viertem und fünften Halswirbel liegt, und somit der Nerv wagerecht verläuft. C VIII = C 7 bedeutet dagegen, dass der achte Halsnerv auf der Höhe des Austritts des siebenten entspringt.

Die Steilheit des Verlaufs innerhalb des Wirbelkanals hängt ab von der Höhendifferenz zwischen Ursprung und Austritt, wird also bei der hier angewandten Bezeichnungsweise einfach durch die Zahlendifferenz ausgedrückt. C V = C 5, also Hd (Abkürzung für: Höhendifferenz) = 0, d. h. der fünfte Halsnerv verläuft wagerecht. Bei C VIII = C 7 ist Hd = 1, bei D VII = D $5^3/_4$ ist Hd = $1^1/_4$, also der siebente Brustnerv verläuft etwas steiler als der achte Halsnerv. Ist für L III Hd = 3 angegeben, so erhellt daraus, dass der dritte

Lumbalnerv in derselben Höhe entspringt, in der der zwölfte Brustnerv austritt. Ist dagegen bei einem anderen Individuum für LIII Hd = 5 angegeben, so entspringt bei ihm der dritte Lumbalnerv schon in der Höhe des Austritts des zehnten Brustnerven, verläuft somit bedeutend steiler durch den Wirbelkanal.

Bei einzelnen Leichen konnte wegen vorgeschrittener Maceration nicht für alle Nerven die Ursprungshöhe bestimmt werden.

Außer für die Spinalnerven selbst habe ich noch für die Grenzen der einzelnen Abschnitte des Rückenmarks so wie für das untere Ende des Duralsacks die Höhe bestimmt. Hals-, Brust-, Lenden- und Kreuz-Steißbeintheil sind selbstverständlich nach dem Austritt der (hinteren) Wurzelfäden bestimmt, den Conus rechnete ich vom Austritt des letzten Wurzelfädchens bis dahin, wo sich das Rückenmark in einen Faden von gleichbleibender Dicke fortsetzt, welche letztere Grenze natürlich häufig nicht sehr ausgesprochen ist.

Z. Th. habe ich auch für die einzelnen Abschnitte des Rückenmarks konkrete Maße angegeben — leider habe ich diese Messungen bei den zuerst untersuchten Fällen versäumt — sie wurden am herausgenommenen Rückenmark angestellt. Ausführlichere Maßangaben findet man bei Ravenel, »Die Maßverhältnisse der Wirbelsäule und des Rückenmarks beim Menschen« (Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte II 1877 pag. 334 seq.). Mit den Resultaten, zu denen jener Autor kommt, kann ich nicht in allen Punkten übereinstimmen, doch weichen die von uns angewandten Methoden zu weit von einander ab, um eine eingehendere Vergleichung zu ermöglichen.

Untersuchtes Material.

Nr. 1 — 19 Erwachsene.

Nr. 1—13 Männer.

Nr. 1. 25 Jahr alt
Nr. 2. 31 Jahr alt
Nr. 3. 31 Jahr alt
Nr. 4. 34 Jahr alt
Nr. 5. 34 Jahr alt.

Diese Leiche, groß, kräftig gebaut, hatte sieben Hals-, dreizehn Brust- (die dreizehnte Rippe war so kräftig entwickelt, wie bei anderen Leichen die zwölfte), fünf Lenden-, sechs Kreuzbein- und drei Steißbeinwirbel, so wie zweiunddreißig Spinalnervenpaare. Die Bildung der Lumbal- und des Sacralplexus konnte leider nicht genauer

studirt werden, da die Überzähligkeit der Wirbel erst zu spät entdeckt wurde.

Nr. 6. 37 Jahr alt,
Nr. 7. 37 Jahr alt,
Nr. 8. 42 Jahr alt, mäßige Skoliose,
Nr. 9. 43 Jahr alt,
Nr. 10. 48 Jahr alt,
Nr. 11. 53 Jahr alt,
Nr. 12. 63 Jahr alt,
Nr. 13. 65 Jahr alt.

Zwischen dem elften und dem zwölften Dorsalnerv fand sich ein accessorischer Spinalnerv, der aber nur aus einer hinteren Wurzel bestand. (Näher beschrieben in: Ein Fall von accessorischen Spinalnerven, dieses Jahrbuch, VIII pag. 680.)

Nr. 14. Alter und Geschlecht unbekannt.

Nr. 15—19 Weiber.

Nr. 15. 43 Jahr alt,
Nr. 16. 48 Jahr alt,
Nr. 17. 53 Jahr alt,
Nr. 18. 65 Jahr alt,
Nr. 19. 68 Jahr alt, mäßige Skoliose.

Nr. 20—25 Kinder.

Nr. 20. Neugeboren,
Nr. 21. 8 Tage alt, männlich,
Nr. 22. 20 Tage alt,
Nr. 23. 3 Wochen alt, weiblich,
Nr. 24. 4 Wochen alt, weiblich,
Nr. 25. $1^1/_2$ Jahr alt, weiblich.

Nr. 26—36. Embryonen und vorzeitig geborene Kinder.

Nr. 26. Länge 11 cm
Nr. 27. Länge 12 cm
Nr. 28. Länge 13 cm
Nr. 29. Länge 14 cm
Nr. 30. Länge 15 cm
Nr. 31. Länge 16 cm
Nr. 32. Länge 18 cm
Nr. 33. Länge 19 cm
Nr. 34. Länge 19 cm
Nr. 35. Länge 26 cm
Nr. 36. Achter Schwangerschaftsmonat.

Ursprungshöhe der einzelnen Spinalnerven.

a. Bei Männern (Tabelle 1).

Diese Tabelle giebt, eben so wie Tabelle 2, die Höhendifferenz Hd an, also den Unterschied zwischen der mittleren Höhe des Ursprungs der Wurzelfäden und der (mittleren Höhe des Austritts des betreffenden Spinalnerven durch das Zwischenwirbelloch.

Tabelle 1.
Höhendifferenz bei Männern.

Nr.		1	2	4	5[1]	6	7	8	10	11	12	13
Alter		25	31	34	34	37	37	42	48	53	63	65
C.	I	1/2	3/4	0	1/2	1/2	3/4		0	1/4	3/4	1/2
	II	1/2	3/4	1/4	3/4	1/2	3/4		—1/4	1/4	3/4	1/2
	III	1	3/4	1/4	3/4	3/4	3/4		—1/4	1/4	3/4	3/4
	IV	1	3/4	1/4	3/4	3/4	3/4		0	1/2	3/4	3/4
	V	1 1/4	3/4	1/2	3/4	3/4	3/4		0	3/4	1	3/4
	VI	1 1/4	3/4	1/2	1	3/4	1		1/4	3/4	1	3/4
	VII	1 1/2	3/4	3/4	1 1/4	3/4	1 1/4		1/2	1	1 1/4	3/4
	VIII	1 3/4	1	1	1 1/2	1	1 1/4		3/4	1	1 1/2	3/4
D.	I	1 3/4	1	1 1/2	1 3/4	1 1/4	1 1/4		1	1	1 3/4	3/4
	II	1 3/4	1	1 1/2	1 3/4	1 1/4	1 1/2		1 1/4	1	2	1
	III	2	1	2	1 3/4	1 1/4	1 3/4		1 1/4	1 1/4	2	1 1/4
	IV	2	1 1/4	2	1 3/4	1 1/2	2	1 3/4	1 1/4	1 1/2	2 1/4	1 1/4
	V	1 3/4	1 1/2	2	1 1/2	1 3/4	2	1 3/4	1 1/4	1 3/4	2 1/4	1 1/4
	VI	1 3/4	1 3/4	1 1/2	1	1 3/4	2	1 1/2	1 1/4	2	2 1/4	1 1/4
	VII	1 3/4	1 3/4	1 1/4	1	1 1/2	1 3/4	1 1/4	1 1/4	2	2	1 1/4
	VIII	1 1/4	1 3/4	1 1/4	1	1	1 1/2	1 1/4	1	2	2	1 1/4
	IX	1	1 3/4	1 1/4	1	1	1 1/2	1 1/4	1	2	1 3/4	1 1/4
	X	1	2	1 1/4	1	1	1 3/4	1 1/2	1	2	1 3/4	1 1/4
	XI	1 1/2	2 1/4	1 1/4	1 1/4	1 1/4	2	1 1/2	1 1/4	2	2	1 1/2
	XII	1 3/4	2 1/4	1 1/2	1 1/2	1 3/4	2 1/4	2	1 1/2	2	2	2
L.	I	2 1/4	2 1/2	2	2	2 1/4	2 3/4	2 1/2	2	2 1/2	2 1/2	2 1/2
	II	3	3 1/2	2 1/2	2 1/2	2 3/4	3	3 1/4	2 1/2	3 1/4	3	3 1/4
	III	3 1/2	4	3	3	3 1/2	3 1/2	4	3	4	3 1/2	4
	IV	4 1/4	4 3/4	3 3/4	3 3/4	4 1/4	4	4 1/2	3 1/2	4 3/4	4 1/4	4 1/2
	V	5	5 1/2	4 1/2	4 1/2	5	4 1/2	5 1/4	4 1/4	5 1/2	5	5 1/4
S.	I	5 3/4	6 1/4	5 1/4	5 1/4	5 3/4	5 1/4	6	5	6 1/2	5 3/4	6 1/4
	II	6 1/2	7	6	6	6 1/2	6	7	5 3/4	7 1/4	6 1/2	7
	III	7 1/4	8	7	6 3/4	7 1/4	7	7 3/4	6 1/2	8	7 1/4	8
	IV	8	8 3/4	7 3/4	7 1/2	8	7 3/4	8 1/2	7 1/2	8 3/4	8	8 3/4
	V	9	9 1/2	8 1/2	8 1/2	9	8 1/2	9 1/2	8 1/4	9 1/2	9	9 1/2
Co.	I	9 3/4	10 1/2	9 1/4	9 1/4	9 3/4	9 1/4	10 1/2	9 1/4	10 1/2	9 3/4	10 1/2

Im Allgemeinen sehen wir von oben nach unten den Werth von Hd zunehmen. Eine Ausnahme hiervon machen aber konstant die unteren Brustnerven; ungefähr vom sechsten an nimmt Hd ab, um vom zwölften an wieder zuzunehmen.

Dass diese Erscheinung bisher unbeachtet bleiben konnte, ist eigentlich recht auffallend. Öffnet man den Wirbelkanal, ohne den Duralsack aufzuschneiden, so sieht man die unteren Dorsalnerven

[1] Adde: DXIII : Hd = 1 3/4.

Tabelle 2.
Höhendifferenz bei Weibern.

Nr.		15	16	18	19
Alter.		43	48	65	68
C.	I	3/4	1/4	1/4	1/4
	II	3/4	3/4	1/2	3/4
	III	3/4	3/4	3/4	1
	IV	3/4	3/4	3/4	1
	V	3/4	3/4	1	3/4
	VI	3/4	3/4	1 1/4	3/4
	VII	3/4	3/4	1 1/4	3/4
	VIII	3/4	3/4	1 1/4	3/4
D.	I	3/4	3/4	1 1/4	3/4
	II	1	1	1 1/4	1
	III	1 1/2	1	1 1/4	1 1/4
	IV	1 3/4	1	1 1/4	1 1/4
	V	1 3/4	1	1 1/4	1 1/4
	VI	1 1/2	1	1 1/4	1 1/4
	VII	1 1/4	3/4	1	1 1/4
	VIII	1 1/4	3/4	1	1 1/4
	IX	1	1	1	1 1/4
	X	1 1/4	1	1	1 1/4
	XI	1 1/2	1 1/4	1 1/4	1 1/2
	XII	2	1 1/2	1 1/2	1 3/4
L.	I	2 1/2	2 1/4	2	2 1/4
	II	3	3	2 1/2	2 3/4
	III	3 3/4	3 3/4	3 1/4	3 1/2
	IV	4 1/2	4 1/2	3 3/4	4
	V	5 1/4	5 1/4	4 1/4	4 3/4
S.	I	6	6 1/4	5	5 1/2
	II	6 3/4	7	6	6 1/4
	III	7 1/2	7 3/4	7	7
	IV	8 1/2	8 1/2	7 3/4	7 3/4
	V	9 1/2	9 1/2	8 1/2	8 1/2
Co.	I	10 1/2	10 1/4	9 1/2	9 1/2

zu den Intervertebrallöchern heraufsteigen statt herabsteigen, zuweilen in ganz eminenter Weise. Öffnet man den Duralsack, so sieht man dies Verhältnis noch schärfer ausgeprägt: Während bei den Cervical- und Lumbosacralnerven der einzelne Nerv von seinem Ursprung aus dem Rückenmark bis zu seinem Durchtritt durch das Zwischenwirbelloch annähernd geradlinig verläuft, bilden bei den Dorsalnerven die innerhalb und außerhalb des Duralsack gelegenen Abschnitte mit einander einen nach oben und lateralwärts offenen Winkel. Dieser Winkel an der Durchtrittstelle durch den Dural-

sack zeigt sich schon vom ersten Brustnerven an, ja bisweilen ist er schon am achten Halsnerven angedeutet: weiter abwärts wird er immer weniger stumpf, bis zu 90° und weniger (beim siebenten bis zehnten Brustnerven). Bei Weibern ist diese Winkelbildung, wie es scheint, weniger ausgeprägt, bei Kindern und Embryonen fehlt sie ganz, worüber unten mehr.

b. Bei Weibern (Tabelle 2).

Auch hier finden wir konstant eine Abnahme des Werthes für Hd in der unteren Hälfte des Brustabschnittes.

c. Bei Erwachsenen (Tabelle 3 und 4).

Vergleichen wir die beiden vorigen Tabellen mit einander, so finden wir bei Weibern kleinere Schwankungen in den für Hd angegebenen Werthen als bei Männern. Tabelle 3 giebt uns eine Zusammenstellung der bei Männern und Frauen gefundenen Maximal- und Minimalwerthe, so wie der als arithmetisches Mittel aus den gesammten Beobachtungen gewonnenen Mittelwerthe. Vergleichen wir die letzteren, so sehen wir Hd im Halstheil bei Weibern etwas größer als bei Männern, im Brust- und oberen Lendentheil umgekehrt, worauf schließlich die Werthe wieder vollständig gleich werden.

Im Ganzen jedoch sind die zwischen Männern und Weibern stattfindenden Abweichungen, namentlich wenn man sie mit den individuellen Schwankungen zusammenhält, nicht besonders bedeutend. Wir können sie desshalb unter der einen Rubrik: Erwachsene zusammenfassen, und bekommen so Werthe, wie sie Tabelle 4 giebt.

Die Angaben von Nuhn (l. c.) habe ich an einer Leiche auf meine Maßangaben zu reduciren gesucht und bin dabei zu den in der vierten Spalte von Tabelle 4 verzeichneten Werthen gekommen; die Umrechnung konnte aber natürlich nur ungenaue Resultate ergeben. Sie entsprechen im Allgemeinen den Minimalwerthen; die Abnahme von Hd findet sich indessen auch hier deutlich ausgeprägt.

Jadelot (l. c.) setzt den Ursprung der Cervical- und Dorsalnerven etwas höher, den des letzten Dorsal- und der Lumbalnerven etwas tiefer an. Da durch ersteres der Werth von Hd erhöht, durch letzteres erniedrigt wird, so entsprechen die Jadelot'schen Angaben ungefähr den von mir bei Weibern gefundenen Minimalwerthen. Im

Tabelle 3.

Maximal-, Minimal- und Mittelzahlen für Männer und Weiber.

		Männer.			Weiber.		
		Maxim.	Min.	Mittel.	Maxim.	Min.	Mittel.
C.	I	3/4	0	1/2	3/4	1/4	1/2
	II	3/4	—1/4	1/2	3/4	1/2	3/4
	III	1	—1/4	1/2	1	3/4	3/4
	IV	1	0	1/2	1	3/4	3/4
	V	1 1/4	0	3/4	1	3/4	3/4
	VI	1 1/4	1/4	3/4	1 1/4	3/4	1
	VII	1 1/2	1/2	1	1 1/4	3/4	1
	VIII	1 3/4	3/4	1	1 1/4	3/4	1
D.	I	1 3/4	3/4	1 1/4	1 1/4	3/4	1
	II	2	1	1 1/2	1 1/4	1	1
	III	2	1	1 1/2	1 1/2	1	1 1/4
	IV	2 1/4	1 1/4	1 3/4	1 3/4	1	1 1/4
	V	2 1/4	1 1/4	1 3/4	1 3/4	1	1 1/4
	VI	2 1/4	1	1 3/4	1 1/2	1	1 1/4
	VII	2	1	1 1/2	1 1/4	3/4	1
	VIII	2	1	1 1/2	1 1/4	3/4	1
	IX	2	1	1 1/2	1 1/4	1	1
	X	2	1	1 1/2	1 1/4	1	1 1/4
	XI	2 1/4	1 1/4	1 3/4	1 1/2	1 1/4	1 1/2
	XII	2 1/4	1 1/2	2	2	1 1/2	1 3/4
L.	I	2 3/4	2	2 1/2	2 1/2	2	2 1/4
	II	3 1/2	2 1/2	3	3	2 1/2	2 3/4
	III	4	3	3 1/2	3 3/4	3 1/4	3 1/2
	IV	4 3/4	3 1/2	4 1/4	4 1/2	3 3/4	4 1/4
	V	5 1/2	4 1/4	5	5 1/4	4 1/4	5
S.	I	6 1/2	5 1/4	5 3/4	6 1/4	5	5 3/4
	II	7 1/4	5 3/4	6 1/2	7	6	6 1/2
	III	8	6 1/2	7 1/2	7 3/4	7	7 1/4
	IV	8 3/4	7 1/2	8 1/4	8 1/2	7 3/4	8 1/4
	V	9 1/2	8 1/4	9	9 1/2	8 1/2	9
Co.	I	10 1/2	9 1/4	10	10 1/2	9 1/2	10

Großen und Ganzen stimmen mit den von mir für Erwachsene gefundenen Mittelwerthen für Hals- und Brusttheil mehr die Jadelot'schen, für Lendentheil die Nuhn'schen Werthe.

d. Bei Kindern (Tabelle 5).

Auf den ersten Blick muss uns auffallen, dass die Abnahme von Hd. die wir bei Erwachsenen in der unteren Brustgegend konstant wahrnahmen, hier vollständig fehlt. Dem entspricht auch, dass

Tabelle 4.
Maximal-, Minimal- und Mittelzahlen für Erwachsene.

		Maxim.	Min.	Mittel.	n. Kuhn.
C.	I	3/4	0	1/2	1/2
	II	3/4	—1/4	1/2	1/2
	III	1	—1/4	3/4	1/2
	IV	1	0	3/4	1/2
	V	1 1/4	0	3/4	1/2
	VI	1 1/4	1/4	3/4	1/2
	VII	1 1/2	1/2	1	1/2
	VIII	1 3/4	3/4	1	1/2
D.	I	1 3/4	3/4	1 1/4	1/2
	II	2	1	1 1/4	1
	III	2	1	1 1/2	1
	IV	2 1/4	1	1 1/2	1
	V	2 1/4	1	1 1/2	1
	VI	2 1/4	1	1 1/2	1 1/2
	VII	2	3/4	1 1/2	1/2
	VIII	2	3/4	1 1/4	1/2
	IX	2	1	1 1/4	1/2
	X	2	1	1 1/4	3/4
	XI	2 1/4	1 1/4	1 1/2	1 1/4
	XII	2 1/4	1 1/2	1 3/4	1 3/4
L.	I	2 3/4	2	2 1/4	2 1/2
	II	3 1/2	2 1/2	3	3
	III	4	3	3 1/2	3 1/2
	IV	4/3 4	3 1/2	4 1/4	4
	V	5 1/2	4 1/4	5	4 3/4
S.	I	6 1/2	5	5 3/4	5 1/2
	II	7 1/4	5 3/4	6 1/2	6 1/4
	III	8	6 1/2	7 1/2	7
	IV	8 3/4	7 1/2	8 1/4	7 3/4
	V	9 1/2	8 1/4	9	8 3/4
Co.	I	10 1/2	9 1/4	10	9 3/4?

die Spinalnerven beim Durchtritt durch den Duralsack keine Winkelbildung zeigen.

Die individuellen Schwankungen sind auch hier recht bedeutend; nicht geringer als bei Erwachsenen.

e. Bei Embryonen (Tabelle 6).

Auch hier sind die individuellen Schwankungen bedeutend. Betreffs der Abnahme von Hd und der Winkelbildung gilt dasselbe wie bei Kindern.

Tabelle 5.
Höhendifferenz bei Kindern.

Nr. / Alter.		20 Neug.	21 8 Tage.	22 20 Tage.	23 21 Tage.	24 28 Tage.	25 1½ Jahr.
C.	I	¾	½	0	½	½	¼
	II	¾	½	¼	½	¾	¼
	III	¾	¾	½	¾	¾	¼
	IV	¾	¾	½	¾	¾	¼
	V	¾	½	½	¾	¾	¼
	VI	¾	½	¾	¾	¾	¼
	VII	¾	¾	1	¾	¾	¼
	VIII	¾	¾	1¼	¾	¾	¼
D.	I	1	1	1½	1	1	¾
	II	1¼	1¼	1½	1¼	1½	1
	III	1½	1½	2	1½	2	1¼
	IV	1¾	2	2	2	2¼	1½
	V	1¾	2¼	2	2¼	2½	1¾
	VI	1¾	2¼	2½	2¼	2¾	2
	VII	1¾	2¼	3	2¼	2¾	2
	VIII	1¾	2¼	3	2¼	2¾	2
	IX	1¾	2¼	3	2¼	2¾	2¼
	X	1¾	2½	3	2½	3¼	2½
	XI	2	3	3	2½	3½	2¾
	XII	2¼	3¼	3½	3	3½	3
L.	I	2½	3½	4	3¼	4	3¼
	II	3	4	4½	3¾	4¼	3½
	III	3½	4½	5	4½	4¾	4
	IV	4¼	5	5½	5	5¼	4½
	V	4¾	5½	6¼	5¼	5¾	5¼
S.	I	5½	6¼	7	5¾	6½	6
	II	6¼	7	7¾	6½	7	6¾
	III	7	7¾	8½	7¼	8	7½
	IV	8	8½	9¼	8	8½	8½
	V	8¾	9¼	10	9	9¼	9¼
Co.	I	9½	10	10¾	9¾	10	10¼

f. Zusammenstellung (Tabelle 7).

Da die hier untersuchten Kinder von nicht sehr verschiedenem Lebensalter sind und die bei ihnen gefundenen Verschiedenheiten der Werthe in keinen Zusammenhang mit dem Lebensalter zu bringen sind (s. Tabelle 5), so durfte ich die Verschiedenheiten als individuelle Schwankungen auffassen und konnte auf der vorliegenden Tabelle die Maximal-, Minimal- und Mittelwerthe zusammenstellen, als gültig für Kinder in den ersten Lebensjahren. Anders

Tabelle 6.
Höhendifferenz bei Embryonen.

Nr.		28	29	31	32	33	35	36
Länge.		13	14	16	18	19	26 cm	VIII mens.
C.	I	1/2	3/4		3/4		1/4	
	II	1/2	3/4		3/4		1/4	
	III	3/4	3/4		3/4		1/4	
	IV	3/4	3/4		3/4		1/2	
	V	3/4	3/4		3/4		3/4	—1/4
	VI	3/4	3/4		3/4		3/4	0
	VII	3/4	3/4		3/4		1	1/2
	VIII	3/4	3/4		3/4		1	3/4
D.	I	1	1		3/4	2 1/2	1 1/4	1
	II	1	1 1/2		1	2 1/4	1 1/2	1
	III	1 1/4	1 1/2		1 1/2	2	1 3/4	1 1/4
	VI	1 1/4	1 1/2		1 3/4		2	1 3/4
	V	1 1/2	1 1/2		1 1/2		2 1/4	1 3/4
	VI	1 1/2	1 1/2		1 3/4		2 1/4	1 3/4
	VII	1 1/2	1 1/2	2	2		2 1/4	2
	VIII	1 1/2	1 1/2	2	2		2 1/4	2 1/2
	IX	1 3/4	1 1/2	2	2	1/2	2 1/4	3
	X	1 3/4	2	2	2		2 1/4	3 1/2
	XI	1 3/4	2	2	2		2 1/4	4
	XII	1 1/2	2	2 1/4	2		2 1/4	4
L.	I	2	2 1/2	2 1/2	2		2 1/2	4 1/2
	II	2 1/2	3 1/4	2 1/2	2 1/2		3 1/4	4 3/4
	III	3	4	3	2 3/4	5	3 3/4	5
	IV	3 1/2	4 1/4	3 1/2	3 1/4		4 1/2	5
	V	4	4 1/2	4	3 3/4		5	5 1/4
S.	I	4 1/2	5 1/4	4 1/2	4		5 3/4	5 3/4
	II	5 1/4	6	5	4 1/2		6 1/2	6 1/2
	III	6	6 3/4	5 3/4	5 1/4		7 1/4	7 1/2
	IV	6 3/4	7 1/2	6 1/2	6		8	8 1/4
	V	7 1/2	8 1/4	7 1/4	6 3/4		8 3/4	9
Co.	I	8 1/2	9	8	7 1/2		9 1/2	9 3/4

verhält es sich mit den Embryonen. Zwar finden sich hier auch große individuelle Verschiedenheiten, wie die Vergleichung gleich langer Embryonen beweist, indessen zeigen sich auch deutliche Einflüsse des Entwicklungsstadiums. Wenn ich trotzdem auch für sie die Ober-, Unter- und Mittelwerthe zusammengestellt habe, so ist doch nicht zu vergessen, dass diese Tabelle einen ganz anderen Werth hat als die anderen.

Vergleichen wir nun zuerst die Mittelwerthe, so finden wir vom ersten Brustnerven an Hd bei Kindern und Embryonen stärker zu-

Tabelle 7.

Maximal-, Minimal- und Mittelwerthe für Hd bei Erwachsenen, Kindern und Embryonen.

		Erwachsene.			Kinder.			Embryonen.		
		Max.	Min.	Mittel.	Max.	Min.	Mittel.	Max.	Min.	Mittel.
C.	I	3/4	0	1/2	3/4	0	1/2	3/4	1/4	1/2
	II	3/4	—1/4	1/2	3/4	1/4	1/2	3/4	1/4	1/2
	III	1	—1/4	3/4	3/4	1/4	3/4	3/4	1/4	3/4
	IV	1	0	3/4	3/4	1/4	3/4	3/4	1/2	3/4
	V	1 1/4	0	3/4	3/4	1/4	1/2	3/4	—1/4	1/2
	VI	1 1/4	1/4	3/4	3/4	1/4	3/4	3/4	0	1/2
	VII	1 1/2	1/2	1	1	1/4	3/4	1	1/2	3/4
	VIII	1 3/4	3/4	1	1 1/4	1/4	3/4	1	3/4	3/4
D.	I	1 3/4	3/4	1 1/4	1 1/2	3/4	1	2 1/2	3/4	1 1/4
	II	2	1	1 1/4	1 1/2	1	1 1/4	2 1/4	1	1 1/2
	III	2	1	1 1/2	2	1 1/4	1 3/4	2	1 1/4	1 1/2
	IV	2 1/4	1	1 1/2	2 1/4	1 1/2	2	2	1 1/4	1 3/4
	V	2 1/4	1	1 1/2	2 1/2	1 3/4	2	2 1/4	1 1/2	1 3/4
	VI	2 1/4	1	1 1/2	2 3/4	1 3/4	2 1/4	2 1/4	1 1/2	1 3/4
	VII	2	3/4	1 1/2	3	1 3/4	2 1/4	2 1/4	1 1/2	2
	VIII	2	3/4	1 1/4	3	1 3/4	2 1/4	2 1/2	1 1/2	2
	IX	2	1	1 1/4	3	1 3/4	2 1/2	3	1/2	2
	X	2	1	1 1/4	3 1/4	1 3/4	2 1/2	3 1/2	1 3/4	2 1/4
	XI	2 1/4	1 1/4	1 1/2	3 1/2	2	2 3/4	4	1 3/4	2 1/4
	XII	2 1/4	1 1/2	1 3/4	3 1/2	2 1/4	3	4	1 1/2	2 1/4
L.	I	2 3/4	2	2 1/4	4	2 1/2	3 1/2	4 1/2	2	2 3/4
	II	3 1/2	2 1/2	3	4 1/2	3	3 3/4	4 3/4	2 1/2	3 1/4
	III	4	3	3 1/2	5	3 1/2	4 1/2	5	2 3/4	3 3/4
	IV	4 3/4	3 1/2	4 1/4	5 1/2	4 1/4	5	5	3 1/4	4
	V	5 1/2	4 1/4	5	6 1/4	4 3/4	5 1/2	5 1/4	3 3/4	4 1/2
S.	I	6 1/2	5	5 3/4	7	5 1/2	6 1/4	5 3/4	4	5
	II	7 1/4	5 3/4	6 1/2	7 3/4	6 1/4	7	6 1/2	4 1/2	5 3/4
	III	8	6 1/2	7 1/2	8 1/2	7	7 3/4	7 1/2	5 1/4	6 1/2
	IV	8 3/4	7 1/2	8 1/4	9 1/4	8	8 1/2	8 1/4	6	7 1/4
	V	9 1/2	8 1/4	9	10	8 3/4	9 1/4	9	6 3/4	8
Co.	I	10 1/2	9 1/4	10	10 3/4	9 1/2	10	9 3/4	7 1/2	8 3/4

nehmen als bei Erwachsenen, und zwar wieder bei Kindern (in den ersten beiden Lebensjahren) stärker als bei Embryonen. Mit anderen Worten, bei Kindern und älteren Embryonen entspringen die Dorsalnerven bedeutend höher, bisweilen um einen ganzen Wirbel und mehr, als bei Erwachsenen. Diese Differenz im Werthe von Hd gleicht sich bei Embryonen in den unteren Lumbalnerven, bei Kindern erst in den unteren Sacralnerven wieder aus. Der letzte

Tabelle 8.

Untere Grenzen der Rückenmarksabschnitte und des Duralsacks.

	Nr.	Alter.	Halsth.	Brustth.	Lendenth.	Beckenth.	Conus.	Duralsack.
Erwachsene Männer	1	25	C 6 3/4	D 10 1/2	L 1/4	L 1 1/4	L 1 3/4	S 2
	2	31	C 7 1/2	D 10 1/4	D 11 3/4	L 1/2	L 1	S 1 1/2
	3	31					L 3/4	S 1 3/4
	4	34	C 7 1/4	D 10 3/4	L 1/2	L 1 3/4	L 1 3/4	
	5[1]	34	C 7	D 11 3/4	L 3/4	L 1 3/4	L 2 1/4	S 1
	6	37	C 7 1/4	D 10 1/2	L 1/4	L 1 1/4	L 1 3/4	S 2
	7	37	C 7 1/4	D 10	L 1/2	L 1 3/4	L 1 3/4	S 1 1/2
	8	42		D 10 1/2	D 11 3/4	L 3/4	L 1	S 3
	9	43				L 1	L 2	S 2
	10	48	C 7 1/2	D 10 3/4	L 1	L 1 3/4	L 2 1/4	S 1 3/4
	11	53	C 7 1/2	D 10 1/4	D 11 1/2	L 1/2	L 1 1/2	S 1
	12	63	C 7	D 10 1/4	L 1/4	L 1 1/4	L 1 1/2	S 2
	13	65	C 7 3/4	D 10 1/4	D 11 3/4	L 1/2	L 1 1/4	S 2 1/4
Geschl. unbek.	14							S 1 1/4
Weiber	15	43	C 7 3/4	D 10 1/4	D 12	L 1/2	L 1 1/2	S 1
	16	48	C 7 3/4	D 10 1/2	D 11 3/4	L 3/4	L 1	S 2
	17	53						S 2
	18	65	C 7 1/4	D 10 3/4	L 1	L 1 1/2	L 2 1/4	S 3
	19	68	C 7 3/4	D 10 1/2	L 1/2	L 1 1/2	L 1 3/4	S 2
Schwankungen			C 6 3/4-7 3/4	D 10-10 3/4	D 11 1/2-L 1	L 1/2-1 3/4	L 3/4-2 1/4	S 1-3
Kinder	20	neugeb.	C 7 1/2	D 10 1/4	L 1/2	L 1 1/2	L 2	S 1 1/2
	21	8 T.	C 7 3/4	D 9 1/4	D 11 3/4	L 1	L 2	S 3 4
	22	20 -	C 7	D 8 3/4	D 11	L 1/4	L 1/4	S 2
	23	21 -	C 7 3/4	D 9 1/2	D 12	L 1 1 4	L 2	S 2 3/4
	24	28 -	C 7 3/4	D 8 3/4	D 11 1/2	L 1	L 1 3/4	S 2
	25	1 1/2 J.	C 8	D 9 1/2	D 12	L 3 4	L 1 1/2	S 1 1/2
Schwankungen			C 7-8	D 8 3/4-10 1/4	D 11-L 1/2	L 1/4-1 1/2	L 1/4-2	S 3 4-2 3/4
Embryonen	26	11 cm						S 2 3/4
	27	12 -				L 2	L 4	S 2
	28	13 -	C 7 1/4	D 10 3/4	L 1 1/4	L 2 3 4	L 4 1/2	S 2
	29	14 -	C 7 3/4	D 10 1/4	L 3/4	L 2	L 4 1/4	S 2
	30	15 -					L 2 1/2	S 2 3 4
	31	16 -		D 10	L 1 1/4	L 3 1/4	L 4 3/4	S 2 3 4
	32	18 -	C 7 3/4	D 10 1/4	L 1 3/4	L 3 3/4	S 1/4	S 3 1/2
	33	19 -	C 6				L 1	S 1 1/2
	34	19 -				L 2	L 4	S 1 3/4
	35	26 -	C 7 1/2	D 10 1/4	L 1/4	L 1 1/2	L 2 1/2	S 1 1/2
	36	VIIImens.	C 7 3/4	D 8 1/4	L 1/4	L 1 1/4	L 2 1/2	S 2 3/4
Schwankungen			C 6-7 3/4	D 8 1/4-10 3/4	L 1/4-1 3/4	L 1 1/4-3 3/4	L 1-S 1/4	S 1 1/2-2

[1] Hatte 13 Brustwirbel; s. oben.

Spinalnerv entspringt bei Kindern in gleicher Höhe wie beim Erwachsenen, bei Embryonen dagegen tiefer.

Ziehen wir außerdem noch die Maximal- und Minimalwerthe zur Vergleichung heran, so tritt das oben erwähnte Verhältnis noch deutlicher hervor: namentlich in der unteren Brustgegend kommen die bei Kindern und Embryonen für Hd gefundenen Minimalwerthe am meisten den bei Erwachsenen gefundenen Maximalwerthen nahe.

Vergleichung der einzelnen Abschnitte des Rückenmarks (Tabelle 8).

Die untere Grenze des Halstheils zeigt innerhalb wie zwischen den einzelnen Abtheilungen nur geringe Schwankungen.

Die untere Grenze des Brusttheils liegt dagegen bei Kindern entschieden höher als bei Erwachsenen. Bei den Embryonen liegt diese Grenze in gleicher Höhe wie bei Erwachsenen, nur beim ältesten Embryo liegt sie bedeutend höher.

Die untere Grenze des Lendenabschnittes liegt bei Kindern und Erwachsenen auf gleicher Höhe, bei Embryonen dagegen entschieden niedriger. Eben so verhält sich die untere Grenze des Beckentheils.

Die Länge des Conus unterliegt großen individuellen Schwankungen. Im Durchschnitt ist sie bei Kindern nicht größer als bei Erwachsenen, bei beiden bisweilen minimal, indem die Wurzelfäden bis zum Filum terminale reichen (No. 4. 7. 22), bisweilen die Höhe eines ganzen Lendenwirbel erreichen (No. 9. 11. 15. 21).

Fassen wir das bisher Gefundene zusammen, so ergeben sich eigenthümliche örtliche Verschiebungen zwischen Rückenmark und Wirbelsäule als Folge ungleicher Wachsthumsvorgänge.

Der Halstheil des Rückenmarks wächst im Großen und Ganzen im gleichen Maße wie der gleiche Abschnitt der Wirbelsäule.

Das Wachsthum des Brustabschnittes des Rückenmarks scheint gegen das des gleichen Abschnittes der Wirbelsäule schon von einer frühen Fötalperiode an zurückzubleiben, um es erst lange nach der Geburt wieder zu erreichen und schließlich zu überholen.

Der Lenden-Beckentheil des Rückenmarks bleibt gleichmäßig hinter der Wirbelsäule im Wachsthum zurück, der Conus dagegen nur während des Embryonallebens.

Um zu entscheiden, ob die Wirbelsäule oder das Rückenmark der Sitz dieser Ungleichheit des Wachsthums ist, habe ich an beiden Messungen angestellt. Die an der Wirbelsäule vorgenommenen führten wegen der großen individuellen Schwankungen zu keinen brauchbaren Resultaten, ausgenommen das, dass der Brusttheil annähernd stets dasselbe Verhältnis zur ganzen Wirbelsäule zeigt: Erwachsene 38,2—41,4% (12 Messungen). Kinder 38,7—41,5% (5 Messungen). Embryonen mit 40.1—41,6% (2 Messungen). Gemessen wurde die Vorderseite des Wirbelkanals, von dem Foramen occipitale magnum bis zur Steißbeinspitze. Der Halstheil nimmt anscheinend etwas ab auf Kosten des Lenden- und namentlich des Beckentheils, doch ließen die großen individuellen Schwankungen bei den wenigen Messungen nichts Sicheres erkennen.

Dagegen gaben die am Rückenmark angestellten Messungen trotz aller individuellen Schwankungen doch einige deutliche Resultate.

Wir sehen auf Tabelle 9, dass der Brusttheil ganz entschieden bei Erwachsenen einen größeren Theil des Rückenmarks ausmacht, als bei Kindern und älteren Embryonen; die Differenz beträgt circa 10%. Da nun das Rückenmark als Ganzes annähernd im gleichen Maße wächst, wie die Wirbelsäule, indem es bei Kindern in demselben Größenverhältnisse zu letzterer steht wie bei Erwachsenen (s. obige Tabelle), so können wir behaupten, dass jenseits der Geburt der Brusttheil des Rückenmarks ein sowohl im Verhältnis zum übrigen Rückenmark wie auch im Verhältnis zum Wirbelkanal bedeutend erhöhtes Wachsthum zeigt.

Der Halstheil des Rückenmarks und der Wirbelsäule nehmen beide an relativer Länge ab, wir können desshalb ohne großes Bedenken die obere Grenze des Brusttheils als feststehend ansehen. Dass die unteren Dorsalnerven beim Erwachsenen tiefer entspringen als beim Kinde, können wir somit als direkte Folge eines gesteigerten Längenwachsthums des Brusttheils des Rückenmarks auffassen.

Wesshalb nun der Brustabschnitt des Rückenmarks jenseits der Geburt eine so bedeutende Vermehrung seines Längenwachsthums aufweist, während sonst im Allgemeinen das Rückenmark im Längenwachsthum hinter der Wirbelsäule zurückbleibt: diese Frage lässt sich vorläufig noch nicht beantworten, so lange wir nicht wissen, was für Beziehungen denn eigentlich ein bestimmter Abschnitt des Rückenmarks zu denjenigen Nerven hat, die an ihm

Tabelle 9.

Länge der Rückenmarksabschnitte in Procenten der ganzen Rückenmarkslänge.

	Nr.	Alter.	Länge des Rücken-marks.	Proc. der Länge des Wirbel-kanals.	Von Rückenmark = 100 kommen auf		
					Halsth.	Brustth.	Lenden-Beckenth.
Erwachsene	1	25	440	58,5	20,9	58,2	16,4
Männer	5[1]	34	502		19,7	58,3	19,3
	6	37	450	60,8	22,2	55,6	19,9
	10	48	505	63,1	21,8	54,3	18,0
	11	53	453	58,5	24,1	54,3	17,6
	12	63	458	60,9	25,1	54,8	18,4
Weiber	15	43	420	55,6	19,5	57,8	19,0
Schwankungen				55,6-63,1	19,5-25,1	54,3-58,3	16,4-19,9
Kinder	21	14 Tage	153	63,2	22,2	43,1	26,1
	22	21 -	162	64,0	25,3	46,9	23,5
	24	28 -	144	59,8	22,2	46,5	25,0
	25	$1^1/_2$ Jahr	212	58,1	24,6	47,6	23,1
Schwankungen				58,1-64,0	22,2-25,3	43,1-47,6	23,1-26,1
Embryonen	35	26 cm	113	69,1	27,4	43,4	23,9
	36	VIIImens.	120	64,5	26,7	44,2	21,7

entspringen. Vorläufig müssen wir uns bescheiden, nur das Factum zu registriren.

Unteres Ende des Duralsacks.

Aus der letzten Spalte der Tabelle 8 (s. oben ersehen wir, dass das untere Ende des Duralsacks bezüglich seiner Höhe zwar beträchtlichen individuellen Schwankungen unterliegt, dass diese Schwankungen sich aber bei Erwachsenen, Kindern und Embryonen innerhalb derselben Grenzen bewegen: bei allen dreien endigt der Duralsack zwischen dem ersten und dem dritten Zwischenwirbelloch, und lässt sich dabei keine Beziehung zu dem mehr oder minder weiten Hinabreichen des Rückenmarks erkennen.

[1] Hatte 13 Brustwirbel.

Schluss.

Die Ergebnisse der hier mitgetheilten Untersuchungen sind sehr dürftig, entsprechend der ungenügenden Zahl der untersuchten Objekte. Ich kann sie dahin zusammenfassen:

1) Die Höhe des Ursprungs der Spinalnerven unterliegt großen individuellen Schwankungen.

2) Die unteren Brustnerven entspringen beim Neugeborenen durchweg bedeutend höher als beim Erwachsenen.

3) Der Brusttheil, d. h. derjenige Abschnitt des Rückenmarks, aus dem die Dorsalnerven austreten, zeigt jenseits der Geburt ein im Verhältnis zu den übrigen Abschnitten des Rückenmarks so wie zu dem Wirbelkanal bedeutend gesteigertes Längenwachsthum.

So dürftig diese Resultate sind, so, glaube ich, genügen sie doch, um die Aufforderung zu weiteren Untersuchungen in dieser Richtung zu rechtfertigen. Speciell wende ich mich an diejenigen Herren Kollegen, die in der glücklichen Lage sind, in den pathologisch-anatomischen Instituten volkreicher Städte genügendes Material zu den erforderlichen Massen-Untersuchungen zur Verfügung zu haben. Ich bemerke dazu, dass die einzelne Untersuchung nur wenige Minuten in Anspruch nimmt, wenn man sich den Wirbelkanal durch den Diener hat aufsägen lassen und sich zur Aufzeichnung der einzelnen Daten eines vorher angefertigten Schemas bedient.

Heidelberg, 24. December 1882.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmafse der Fische.

Von

Dr. M. Davidoff.

Mit Tafel VIII u. IX.

Dritter Theil.

Ceratodus.

Die Untersuchung der hinteren Gliedmaße von Ceratodus schließt sich meinen früheren Arbeiten aufs engste an, und bildet den dritten und letzten Theil der »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische«[1]. Nur was die Knochenfische betrifft, welche den zweiten Abschnitt des zweiten Theiles bilden würden, habe ich mich auf einige wenige Andeutungen beschränkt, und glaube, dass die weitere Bearbeitung dieser Fischgruppe eine nur wenig interessante und lohnende Untersuchung wäre, zumal ich, um einen Blick in diese Abtheilung zu gewinnen, die ältesten Formen, die Physostomen, wählte, von welchen jedenfalls die übrigen Teleostier ohne Schwierigkeiten abzuleiten sein dürften[2].

Um so wichtiger ist aber die Untersuchung des Ceratodus. Es ist bekannt, wie bedeutungsvoll derselbe in die Archipterygiumtheorie Gegenbaur's eingegriffen hat, gleichsam den Kern derselben traf, wie durch seine Entdeckung die ursprüngliche uniseriale Grundform der Gliedmaßen sich zu einer biserialen umbilden musste. Bedeutende Arbeiten, diesen Gegenstand betreffend, entstanden in kurzer Zeit, und wiesen nach, dass zahlreiche Spuren eines »gefiederten

[1] Morphol. Jahrb. Bd. V u. VI.

[2] Ebenda Bd. VI. pag. 464.

Archipterygiums bei den erwachsenen Selachiern und auch vorübergehend bei deren Embryonen vorhanden waren[1]. Zugleich illustrirt das biseriale Archipterygium auf das Anschaulichste die Hypothese der Abstammung der paarigen Gliedmaßen von den Kiemenbogen[2].

Es ist also unzweifelhaft, dass Ceratodus gerade in Rücksicht auf die Gliedmaßen die wichtigste Form ist, von welcher die ältesten bekannten Fische, die Selachier und somit alle gnathostomen Wirbelthiere sich ableiten lassen. Nach dem Gesagten ist es klar, wie wünschenswerth eine genauere anatomische Kenntnis nicht nur des Skelets der Gliedmaßen des Ceratodus wäre, sondern auch der betreffenden Muskeln und Nerven. In Wahrheit kennt man die Extremitäten des Ceratodus nur aus der Monographie von GÜNTHER[3], der über die Muskeln derselben so gut wie nichts, und noch weniger über die Nerven angiebt. Ein um so größeres Licht wirft die ausgezeichnete Arbeit GÜNTHER's auf die Stellung, welche Ceratodus im System der Fische einnimmt, und welche ich hier so kurz wie möglich aus einander setzen will. Dieses scheint mir nothwendig, sowohl um die Beziehung des Ceratodus zu den ihm näher verwandten Fischgruppen klar zu machen, als auch um das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Organsysteme bei dem Ceratodus selbst zu verstehen.

Er hat mit Lepidosiren und Protopterus viele Eigenschaften gemein, welche ihn mit den Ganoiden verbinden, und welche auch GÜNTHER bewogen haben, die Dipnoï als eine Unterordnung der Ganoideï, und die Ceratodontina als Unterfamilie der Sirenidae aufzustellen[4]. Unter diesen Eigenschaften nimmt der Conus arteriosus die erste Stelle ein, sowohl in Hinsicht seiner Verbindung mit dem Atrium, als auch namentlich was die Anordnung (»Spiralfalte«) und Zahl der Klappen betrifft[5]. Ferner die Geschlechtsorgane (— und dies gilt namentlich für Ceratodus —), die, mit den Ganoiden gemeinsam, eine sehr

---

[1] Vgl. GEGENBAUR, »Üb. d. Archipter.« Jen. Zeitschr. Bd. VII. 1873. pag. 131 und A. BUNGE, Üb. d. Nachweisbarkeit eines biser. Archipter. etc. Ebenda Bd. VIII. 1874. pag. 293.

[2] Vgl. GEGENBAUR, Zur Morph. d. Gliedmaßen d. Wirbelth. Morphol. Jahrb. B. II. pag. 396.

[3] Description of Ceratodus. Philosophical transact. P. 11, London. 1871.

[4] GÜNTHER, l. c. pag. 554.

[5] Vgl. die schöne Untersuchung von BOAS, Über Herz und Arterienbogen bei Cerat. u. Protopt. Morph. Jahrb. Bd. VI. pag. 821.

primitive Stufe einnehmen. Die Keimdrüsen sind von ihren paarigen, durch einen doppelten Porus mündenden Ausführgängen getrennt und lassen die Geschlechtsprodukte in die Leibeshöhle fallen[1]. Hierher gehört auch das Persistiren des Skelets im knorpeligen Zustande, die vollkommene Erhaltung der Chorda etc. Andere Eigenschaften des Ceratodus führen uns endlich über die Ganoiden hinaus zu den Selachiern. Sie betreffen hauptsächlich einige Verhältnisse der Kiemenbogen, die starke Entwicklung der kiementragenden Platte, die vom Hinter- resp. Außenrande der Kiemenbogen entspringt homolog der Scheidewand der Kiemenbogen bei den Selachiern[2]. Noch andere Eigenschaften des Ceratodus weisen aber auf eine Urform zurück, von welcher sich nicht nur die Ganoiden, sondern auch die Selachier ableiten lassen. Sie betreffen die Wirbelsäule und die Gliedmaßen. Was zunächst die erstere angeht, so ist vor Allem ihre unvollkommene Gliederung anzuführen, ferner der regelmäßige Abgang der Dornfortsätze, welche, mit den Wirbeln zeitlebens in Verbindung bleibend, in die knorpeligen Strahlen der unpaaren Flossen übergehen. Darauf aber, dass dieser Zustand ein primitiver ist, habe ich bereits hingewiesen[3]. Was endlich die Gliedmaßen betrifft, so haben wir in der unpaaren Flosse die denkbar primitivste Form: ein kontinuirlicher Saum mit einem vollkommen homocerken Schwanztheil.

Auf die paarigen Gliedmaßen will ich hier nur so weit eingehen, als es unabhängig von meinen Untersuchungen geschehen kann. Es kann aber nur zweckmäßig sein, wenn wir aus den bereits bekannten Thatsachen, noch vor dem Beginn der anatomischen Beschreibung, uns die Bedeutung, den Werth des zu untersuchenden Objekts klar zu machen suchen.

Zuerst ist anzuführen die große Übereinstimmung der vorderen und hinteren Gliedmaße in der Größe: an dem größten, von mir untersuchten Ceratodus betraf die Größendifferenz der beiden Gliedmaßen nur 3,1 cm[4]. Ferner die Übereinstimmung beider Flossen in der Form und in den Lagebeziehungen zum Körper. Beiden kommt in gleichem Maße eine freie Beweglichkeit zu, welche auf

---

[1] Günther, l. c. pag. 552. Vgl. Gegenbaur, Grundr. d. vergl. Anat. 2. Aufl. pag. 636.

[2] Boas, l. c. pag. 352—353. Günther, l. c. pag. 553.

[3] S. meine »Untersuch. etc.« 1. Theil. Morph. Jahrb. Bd. V. pag. 514. Vgl. auch Bischoff, Lepidosiren paradoxa 1840. Hyrtl, Lepidos. parad. Abhandl. d. böhm. Ges. d. Wiss. 1845.

[4] Die vordere Flosse hatte 16,5 cm Länge, die hintere 13,4.

die Gleichartigkeit in der Funktion mit Sicherheit schließen lässt. Das Skelet beider Flossen bietet auch nur sehr kleine untergeordnete Differenzen[1]. Der primitive Charakter, welcher in der großen Ähnlichkeit der beiden Gliedmaßen des Ceratodus sich kund giebt, kann nur verstanden werden, wenn wir dieselben mit denjenigen der übrigen Fische vergleichen. Bei den Selachiern stoßen wir auf Unterschiede, die, wenn auch nicht erheblich im Skeletbau der beiden Gliedmaßen, so doch ganz bedeutend in Rücksicht der Größe und in den Lagebeziehungen zum Körper sind. Die Vorderflosse ist um vieles, fast um das Doppelte, größer, ihre Lagerung um vieles freier, ihre Funktion besteht in der Vorwärtsbewegung des Körpers, während die hintere nur zur wagerechten Stellung des Körpers dienen kann. Um ein prägnantes Beispiel der Größendifferenz anzuführen, brauche ich nur an die Rochen zu erinnern. Die Unterschiede in den Lagebeziehungen zum Körper können an jedem beliebigen Haie demonstrirt werden. Aber wo es auch sein mag, macht die Hinterflosse, verglichen mit der vorderen, immer den Eindruck eines ganz rückgebildeten Organs. In dieser Beziehung ist natürlich die Ansicht, welche die Hintergliedmaße für primitiver hält als die vordere, nicht ganz richtig: indem die Vordergliedmaße ihre Funktion vollständig beibehalten hat, muss sie auch primitivere Charaktere haben, als die hintere. Um diese Ansicht zu bekräftigen, brauche ich nur die vollkommene Erhaltung des Gliedmaßenbogens (Gürtels) an der vorderen Gliedmaße zu erwähnen. Es ist also nichts weniger als auffallend, »dass sich an der hinteren Extremität der Selachier — — — nirgends auch nur die geringsten, auf ein biseriales Archipterygium hinweisenden Spuren erblicken lassen«[2]. Weiter setzt Bunge mit großem Rechte hinzu, dass dieses wohl darin seinen Grund finde, »dass das Basale des Metapterygium sich sehr nahe an den Körper anlegt, und nur das äußerste Ende frei hervorragt«[3]. Ich kann auch bestätigen, dass Rudimente einer medialen Radienreihe an der Hintergliedmaße der Selachier fehlen, füge aber hinzu, dass noch manche andere Theile der Vordergliedmaße nicht vorhanden sind, wie z. B. ein echter Gliedmaßengürtel, das Mesopterygium etc. Bei der Be-

---

[1] Zur Orientirung über die Ähnlichkeit der beiden Gliedmaßen s. Günther's Abbildungen, sowohl des ganzen Thieres als auch des Skelets, l. c. Tafel XXX.

[2] Bunge, Üb. d. Nachweisbarkeit etc. Jen. Ztschr. Bd. VIII. 1874. pag. 304.

[3] Ebenda.

trachtung der Hintergliedmaße der Selachier darf nicht vergessen werden, dass dieselbe auch beim Weibchen [1] zum Geschlechtsapparat in Beziehung tritt, und dadurch Differenzirungen erleidet, welche tiefgreifender Natur sind, ihre lokomotorische Funktion vermindern, sie demnach auf Abwege leiten.

Dass die Hintergliedmaße der Ganoiden und Teleostier ein vollkommen rudimentäres Gebilde ist, habe ich im zweiten Theile meiner Untersuchungen nachgewiesen.

Das Ergebnis dieser einleitenden Auseinandersetzung besteht nun darin, dass wir beim Ceratodus eine Hintergliedmaße vor uns haben, welche von der vorderen unter allen bekannten Fischen am wenigsten abweicht. Dass aber dieses Verhalten ein sehr primitives ist, wird nach der obigen Erörterung unzweifelhaft. Je ähnlicher also die Gliedmaßen unter einander sind, desto primitiver ist auch ihr Verhalten [2]. — Es leuchtet somit ein, dass gerade die Gliedmaßen und Wirbelsäule des Ceratodus uns rückwärts, über die Selachier hinweg zu den Urformen der gnathostomen Wirbelthiere hinüber führen. Ich erinnere nur noch daran, dass wir zu diesem Resultat gekommen sind, ohne die Archipterygiumtheorie, d. h. die Urform derselben, das biseriale Archipterygium, berücksichtigt zu haben. Dass aber diese beiden Befunde, d. h. die Gleichartigkeit der

---

[1] Meine »Untersuchungen etc.« 1. Th. pag. 459.

[2] Gegen diesen Satz könnte die Einwendung gemacht werden, dass ja auch die Gliedmaßen von Protopterus einander sehr ähnlich seien, desswegen aber doch keine Urform repräsentiren. Dieser Einwand wird dadurch widerlegt, dass die Gliedmaßen von Protopterus nicht mehr als wahre, zur Lokomotion dienende Gliedmaßen fungiren. »An einem 29 cm langen Exemplar Protopterus, vermisste ich nicht nur jegliche Spur der Abdominalflosse, sondern auch des Beckens. An der Stelle des letzteren fanden sich nur subcutane Fettmassen, und auch die durch Humphry bekannt gewordenen Beckenmuskeln waren nirgends aufzufinden. Da das betreffende Exemplar im Übrigen durchaus nichts Abnormes oder Krankhaftes darbot, so geht daraus hervor, dass der Protopterus auch ohne Gliedmaßen gut existiren kann und dass ihm dieselben also keineswegs als Lokomotions-Organe dienen können. Entweder — und damit stimme ich auch mit der Auffassung Anderer überein — sind sie als Tastwerkzeuge aufzufassen, womit auch die relativ reichliche Versorgung mit Nerven gut übereinstimmt, oder fungiren sie nur nach Analogie von Barteln.« Wiedersheim, D. Skelet und Nervensyst. von Lepidosiren annectens. Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturwiss. Bd. XIV (Neue Folge Bd. VII). Vgl. auch Duméril, Observations sur les Lépidosiréniens Protopterus etc. Compte rendus 1866. T. LXII. pag. 97 und Krauss, Über einen lebenden Lungenfisch (Lepidosiren annectens Ow.). Württemb. naturwiss. Jahresberichte. 1864. pag. 126.

beiden Gliedmaßen mit einer Flosse, welche der Urform der aufgebauten Theorie am nächsten zu stehen kommt, zusammentreffen, ist selbstverständlich kein bloßer Zufall.

Ich gehe nun zum descriptiven Theile meiner Arbeit über und spreche zunächst Herrn Geheimrath Prof. Gegenbaur, so wie meinen hochverehrten Freunden, Prof. M. Fürbringer in Amsterdam und Prof. G. v. Koch in Darmstadt, meinen wärmsten Dank aus für das mir gelieferte Material.

Für die mir aufs freundlichste gestattete Benutzung der Bibliothek der kaiserl. russ. Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg bin ich dem Herrn wirkl. Staatsrath Dr. A. Strauch zum aufrichtigsten Danke verpflichtet.

Alle Figuren und auch die specielle Darstellung sind dem Exemplare von Fürbringer entnommen, welches das größte und am besten erhaltene war.

1) Descriptiver Theil.

a. Skelet.

Das Skelet der hinteren Gliedmaße des Ceratodus besteht, wie bei den Selachiern, aus zwei Hauptabschnitten, von welchen der eine am Körper fest fixirt erscheint, aus einem homogenen Knorpelstück besteht und das eigentliche Becken vorstellt (Fig. 1 *B*), und aus einem zweiten, beweglichen, die Lokomotion bewerkstelligenden Abschnitte, der eigentlichen Flosse (Fig. 1 *Zst* u. *Str*). Letztere setzt sich wiederum zusammen aus einer die Mitte der Flosse durchsetzenden, gegliederten Stammreihe, dem Basale metapterygii (Fig. 1 *Str* u. *Str*^{1}) und aus den, den Gliedstücken des letzteren ansitzenden Radien (Fig. 1 *Rl*, *Rm*). Zwischen dem Becken und dem radientragenden Basale schaltet sich noch ein Knorpelstück ein, dass sowohl mit dem Becken, als auch mit dem Basale durch Gelenke beweglich verbunden erscheint. Ich will dasselbe als Zwischenstück bezeichnen (Fig. 1 *Zst*). Im Gegensatz zu den Selachiern, wo das Skelet der Hintergliedmaße nur wenige, durch Ursprünge und Ansätze der bezüglichen Muskeln hervorgerufene Differenzirungen aufwies, treffe ich beim Ceratodus Zustände, welche in dieser Beziehung bedeutend weiter gegriffen haben, so dass sowohl das Becken, als auch das Zwischenstück durch mannigfaltige Skulpturen

ausgezeichnet sind. Die Kenntnis derselben ist aber für das Verständnis der Muskulatur und des Verlaufes der Nerven eine durchaus nothwendige. Ich will desshalb diese Befunde möglichst genau vorführen.

Was zunächst das Becken (Fig. 1 *B*) betrifft, so setzt sich dasselbe aus einem in der Medianlinie gelegenen homogenen Knorpelstücke zusammen, welches zum Theil von den Ursprüngen der Muskulatur frei bleibt und, nur von einer dünnen Fascie bedeckt, sofort nach der Abnahme des Integuments zum Vorschein kommt (Fig. 3 *B*). Diese »Platte« stellt den eigentlichen Körper des Beckens vor, ist 9 mm dick und etwa 11 mm breit, und schließt in sich die von Günther[1] beschriebene, mit gallertartigem Gewebe, das wahrscheinlich durch Dehiscenz des Knorpels sich bildet, gefüllte Höhle ein. Ich fand dieselbe bei allen von mir untersuchten Exemplaren, und sie scheint mit der Größe resp. dem Alter der Individuen in direktem Verhältnis zu stehen. Nach hinten wird die erwähnte Platte des Beckens in einem nach hinten konkaven Bogen von Muskelursprüngen begrenzt (vgl. Fig. 1 und 3), während sie nach vorn kontinuirlich in einen in der Medianlinie gelegenen unpaaren Fortsatz übergeht (Fig. 1 u. 3 *Pim*), der Anfangs die Breite der Platte selbst besitzt, sich aber nach vorn zu immer verschmälert, bis er dann zuweilen mit einer knopfartigen Hervorragung aufhört. Was die Länge dieses Processus impar betrifft, so fand ich dieselbe ziemlich verschieden: er variirte zwischen 5—7 cm, wobei seine Dicke und Breite im umgekehrten Verhältnisse zu seiner Länge sich verhielten. Er liegt ganz im Bindegewebe der Medianlinie, wie in einer Scheide eingebettet, scheint aber in keiner festeren Verbindung mit derselben zu stehen. Eigenthümlich ist der Umstand, dass bei zweien von mir untersuchten Exemplaren, wie auch beim Günther'schen, an der Spitze dieses Fortsatzes eine Krümmung nach der linken Seite hin vorhanden war.

Zu beiden Seiten der Beckenplatte, und zwar von ihren vorderen Theilen, entspringen nun die beiden, nach vorn und außen gerichteten paarigen Fortsätze (Fig. 1 u. 3 *PJ*)[2]. Sie sind Anfangs ziemlich dick und rund, werden jedoch in ihrem Verlauf dünner und gabeln sich dann in zwei Schenkel, welche beide schon aus ganz

[1] l. c. pag. 535. Vgl. Fig. 5 auf Taf. XXXVI.

[2] Vgl. auch Humphry, The muscles of Ceratodus. Journal of Anat. and Phys. Vol VI (second series, Vol. V). Cambr. and Lond. 1872, II part. May, pag. 281.

dünnem, durchsichtigen Knorpel bestehen. Der eine derselben ist länger als der andere und schlägt die Richtung nach außen ein: der andere ist kurz und verläuft nach vorn. An dem Günther-schen Exemplar fehlt die Gabelung der paarigen vorderen Beckenfortsätze, und der linke ist außerdem um Bedeutendes größer als der rechte[1]. Ich fand aber dieselbe bei allen untersuchten Thieren[2]. — So weit ist das Becken äußerlich sichtbar: die übrigen Theile sind durch die Ursprünge der Muskeln bedeckt. Erst nach der Abnahme der letzteren sehen wir, dass das Becken nach hinten hin jederseits in einen breiten Fortsatz übergeht, der an seinem distalen Ende mit dem Zwischenstück artikulirt (Fig. 1 und 2 *Gf*). Sein äußerer Rand (Fig. 1) beginnt unmittelbar an der Basis des gegabelten Fortsatzes und zieht in einem nach außen leicht konvexen Bogen nach hinten, und geht unmittelbar vor dem Gelenke in einen lateralwärts gerichteten, mächtigen knopfartigen Höcker über (Fig. 1 und 2 *Pe*), der einer der wichtigsten Ansatzpunkte der ventralen Seitenmuskeln des Rumpfes ist. Die sich darstellende laterale Oberfläche des Gelenkfortsatzes des Beckens (Fig. 1) ist nach außen etwas gewölbt, die mediane hingegen gewährt eine plane, ventral gerichtete Fläche, welche mit einer seichten, von dem hinteren Winkel der Beckenplatte herkommenden Leiste von dem übrigen Theil des Fortsatzes abgegrenzt ist (Fig. 1 *Cr*). Diese Crista ist von Bedeutung, denn sie trennt zwei scharf von einander geschiedene Muskelgruppen. Medianwärts von dieser Crista geht der mediale resp. hintere Rand des Fortsatzes in einem nach hinten konvexen Bogen medianwärts und läuft kontinuirlich in den gleichnamigen Rand des anderseitigen Fortsatzes über. Es entsteht also hier ein breiter, nach hinten offener Bogen, der etwa 1 cm von dem hinteren Rand der Beckenplatte entfernt ist.

Die Artikulation zwischen dem hinteren, eben beschriebenen Fortsatze (Fig. 1 *Gf*) des Beckens und dem Zwischenstück ist einem Kugelgelenke zu vergleichen. Das Zwischenstück besitzt eine geräumige Höhle, in welche der knopfartige Gelenkhöcker des Beckenfortsatzes hineingreift. Die ganze Artikulation wird durch straffes Bindegewebe zusammengehalten.

Wir hätten also, nach dem Gesagten, am Becken mehrere Theile

[1] Diese Verschiedenheit hängt mit der verschiedenen Größe der beiderseitigen Hintergliedmaßen des G.'schen Exemplars zusammen, was G. auch selbst angiebt; l. c. pag. 535.

[2] Auch Humphry erwähnt diese Gabelung; l. c. pag. 282.

zu unterscheiden: 1 den Körper des Beckens, dessen ventrale Fläche die von Muskeln unbedeckte Beckenplatte ist, von welcher nach vorn hin 2 der unpaare Fortsatz entspringt, nach den beiden Seiten hin aber 3 die beiden vorderen, lateralen und gegabelten Fortsätze ausgehen; und endlich 4 die beiden nach hinten divergirenden, mit den Zwischenstücken sich verbindenden Schenkel. Das Ganze besteht aus hyalinem, durchaus homogenem Knorpel, an dessen glatter Oberfläche nur da einige Rauhigkeiten vorkommen, wo besonders kräftige Muskeln ihren Ursprung nehmen; auch fehlen im Becken die bei allen Selachiern und Knorpelganoiden vorkommenden, als Nervenbahnen fungirenden Kanäle.

Gehen wir nun zum nächstdistalen Abschnitte des Gliedmaßenskelets, zum Zwischenstück über, so bietet sich uns dasselbe als ein etwa 1.4 cm langes und circa 0.9 cm breites abgeflachtes Stückchen, das mit mannigfachen Rauhigkeiten und Fortsätzen ausgestattet ist Fig. 1 und 2 *Zst*. Während die Lage des Beckens eine horizontale ist, lehnt sich das Zwischenstück mit seiner dorsalen Seite dem Körper des Thieres an, wodurch seine der Lage nach ventrale Fläche zur äußeren wird. Auch sind die genannten Flächen abgeplattet, wodurch der Querschnitt dieses Stückes eine mehr ellipsoidale Form annimmt. Wir haben an demselben drei Fortsätze zu unterscheiden: der eine befindet sich am äußeren resp. dorsalen Rande desselben Fig. 1 *X*), ist am Ursprunge dick, spitzt sich an seinem Ende zu, krümmt sich etwas nach hinten, und gewinnt auf diese Weise die Form eines Schnabels. Am medialen resp. ventralen Rande befindet sich eine Protuberanz, die sich fast über die ganze Länge desselben ausdehnt (Fig. 1 u. 3 *Y*). Sie ist stumpf und ihre Oberfläche ist, wie auch der proximale Theil der äußeren Oberfläche des Zwischenstückes selbst, mit Rauhigkeiten versehen. Endlich befindet sich an der medialen resp. dorsalen Fläche des Zwischenstückes noch ein Fortsatz, der sich wagrecht erhebt, kräftig aber kurz ist, und mit einer knopfartigen Anschwellung aufhört (Fig. 2 *z*). Alle die beschriebenen Fortsätze des Zwischenstücks spielen eine bedeutende Rolle in der Kenntnis der betreffenden Muskulatur, wie überhaupt das Zwischenstück gleichsam der Knotenpunkt der vom Becken kommenden und zur Flosse verlaufenden Muskeln ist. Mit dem Basale der Flosse steht das Zwischenstück in einer straffen Verbindung, welche nur sehr geringe selbständige Exkursionen der Flosse gestattet[1].

[1] Das Gelenk zwischen dem Zwischenstück und dem Becken ist das ein-

Auf diese Weise schließt sich das Zwischenstück in seiner lokomotorischen Bedeutung eng dem Basale an, und ist mit demselben als ein Ganzes zu betrachten.

Was nun die Flosse selbst angeht, so besteht dieselbe, wie bekannt, aus einer medialen Reihe auf einander folgender Knorpelstücke, von welchen aus nach beiden Seiten hin knorpelige Radien ausgehen, wodurch dann der biseriale Typus ausgeprägt wird.

Was zunächst den Stamm betrifft (Fig. 1 *Str*[1], *Str*), so besteht derselbe aus einer Reihe von Knorpelstücken, deren Zahl bei den verschiedenen Individuen beträchtlich variirt. Auf der Fig. 1, welche dem größten Exemplare entnommen ist, zähle ich 16 Stücke, bei einem kleineren Individuum hingegen bloß 12. Sämmtliche Exemplare stimmen aber darin überein, dass die Glieder der Stammreihe distalwärts regelmäßig sowohl an Breite, als auch an Dicke abnehmen. Nirgends fand ich ein so unregelmäßiges Verhältnis derselben zu einander, wie es GÜNTHER auf seiner Figur[1] abbildet. An denjenigen Stellen der Stammglieder, an welchen sich Radien ansetzen, bestehen meistens kleine Facetten, Aushöhlungen, welche zur Aufnahme der proximalen Enden der basalen Radienglieder bestimmt sind. Zuweilen, namentlich am proximalen Abschnitte des Stammes, befinden sich diese Facetten an besonderen, an den distalen Enden der Stammglieder vorhandenen seitlichen Vorsprüngen. Viele Radien der rechten Seite verbinden sich mit dem Stamme, ohne dass besondere Aushöhlungen zu diesem Zwecke vorhanden sind. Auch am distalen Theile des Stammes schwinden dieselben, und die sehr kleinen rudimentären Radien haben ihre festere Verbindung mit dem Stamme aufgegeben (vgl. Fig. 1). Manche verbinden sich sogar gar nicht mehr mit demselben. Während die sämmtlichen Stammglieder nur in ihrer Größe von einander abweichen, in ihrer Form aber ein-

---

zig wahre, große Exkursionen gestattende Gelenk; alle übrigen Verbindungen sind durchaus straffer Natur. Dasselbe findet auch an der vorderen Gliedmaße statt. »The joint is simple,« sagt GÜNTHER vom Becken-Zwischenstückgelenk, »free, allowing of a considerable amount of motion, its parts being held together by a ligament fastened round its circumference. This is the only true joint in the limb, all the others parts being fixed to one another by connective tissue.« l. c. pag. 532.

[1] l. c. Taf. XXXVI Fig. 4. Von Protopterus hingegen sagt WIEDERSHEIM, dass »in dem Kleinerwerden« der einzelnen Glieder der Stammreihe der Vordergliedmaßen »kein absolut regelmäßiges Verhalten zu erkennen« ist, »in so fern nach einem kleineren Stück in distaler Richtung plötzlich wieder ein beträchtlich größeres kommen kann; es bildet übrigens«, fügt er hinzu, »doch immer nur die Ausnahme«. WIEDERSHEIM, l. c., pag. 173.

ander sehr ähnlich sind, bildet das erste Glied, und zwar bei allen untersuchten Exemplaren, eine bemerkenswerthe Ausnahme (Fig. 1 *Str*[1]). Seiner proximalen Lage gemäß ist es das größte und trägt links zwei Radien, rechts zwei Basalstücke der Radien, von welchen jedes wiederum zwei Reihen von Endgliedstücken trägt. Seine Form stimmt im Ganzen mit derjenigen anderer Glieder überein, unterscheidet sich aber von ihnen dadurch, dass zur Aufnahme der linkerseitigen Radien ganz besondere, mächtig entwickelte Fortsätze vorhanden sind. Der erste derselben befindet sich am proximalen Theile des linken Randes des betreffenden Gliedes, und zeichnet sich durch eine Hervorwölbung seines Außenrandes aus. Der zweite ist bedeutend kleiner und seine Trennung vom Stammgliede ist nur noch durch eine seichte Furche angedeutet. Sowohl die äußere als auch die innere Oberfläche des ersten Stammgliedes bietet vielfache kleine Rauhigkeiten, und auf der äußeren Fläche derselben befindet sich außerdem noch ein kleiner Höcker (vgl. Fig. 1 *Str*[1]). — Die dem Stamme ansitzenden Radien verhalten sich, was ihre Anzahl betrifft, auf den beiden Seiten desselben verschieden. Die Zahl der ventralen resp. medialen Reihe entspricht genau der Zahl der Gliedstücke des Stammes, während diejenige der dorsalen resp. lateralen Reihe fast genau um das Doppelte größer ist. Die medialen Radien heften sich stets an die distalen Gelenkflächen des Stammgliedes, die lateralen hingegen thun dieses nur zur Hälfte; die zwischenliegenden Radien der lateralen Reihe heften sich aber ohne besondere Gelenkflächen seitens der Stammglieder an dieselben an. Distalwärts werden die Radien beider Reihen rudimentär und ihre Verbindung mit dem Stamme locker. Was jedoch das Zahlenverhältnis beider Reihen angeht, so ist dasselbe am distalen Stammende nicht mehr so regelmäßig wie am proximalen. Namentlich in der lateralen Reihe fehlen zuweilen einige Radienrudimente, oder sie verbinden sich nicht einmal mit dem Stamme.

Nachdem wir die Einzelheiten des Hintergliedmaßenskelets von Ceratodus kennen gelernt haben, können wir konstatiren, dass dasselbe, trotz der Einfachheit des Ganzen, sich bedeutend komplicirter gestaltet, als bei den früher bearbeiteten Fischen. Dieser Befund äußert sich zunächst in den stark hervortretenden Reliefverhältnissen, in den mannigfaltigen, durch die Muskelwirkung entstandenen Vorsprüngen, Fortsätzen, Leisten etc. Auch was die Beweglichkeit der Flosse betrifft, welche vermöge des Kugelgelenks

zwischen dem Becken und dem Zwischenstück einen hohen Grad erreicht, steht die Hintergliedmaße von Ceratodus auf einer bedeutend höheren Stufe als bei den Haien und namentlich der Ganoiden. Vermöge dieses eben erwähnten Gelenkes vollführt die Flosse eben sowohl Adduktions- und Abduktionsbewegungen, als auch Rotationsbewegungen um ihre Längsachse. Zugleich aber ist dieses Gelenk das einzige bedeutende der Gliedmaße, denn sämmtliche andere Verbindungen zwischen den Skelettheilen sind ganz solider Natur, und nur die Artikulation zwischen dem Zwischenstück und dem proximalen Stammgliede besitzt eine gewisse geringe Beweglichkeit. Das Flossenskelet hingegen kann, in Folge seiner Starrheit, nur als ein Ganzes aufgefasst werden, als ein Stützorgan für die auf ihm gelagerten Muskeln und das Integument.

b. Muskulatur.

Wie bei den schon früher beschriebenen Fischen sind die Seitenrumpfmuskeln von außen und innen von derben Fascien überzogen, welche mit den Zwischensehnen der Muskeln verwachsen sind. In der Medianlinie verbinden sie sich und bilden eine bindegewebige Scheide für den Processus impar des Beckens (vgl. Fig. 3 *Pim*). Zugleich entsteht hier, wie bei den anderen Fischen auch, Fett, das bei Ceratodus nicht in dem Maße reichlich entwickelt ist, als z. B. bei den Ganoiden. Diese Fascien gewinnen außerdem wichtige Beziehungen zum Becken, indem sie sich an dasselbe anheften. Die äußere Fascie setzt sich an die Schenkel der paarigen vorderen Beckenfortsätze und an den Vorsprung *Pe* des Gelenkfortsatzes desselben fest (vgl. Fig. 1, 3, 5). Eine dünne Lamelle dieser Fascie erstreckt sich indessen weiter und überzieht sowohl die ventrale Fläche der Beckenplatte, als auch die sämmtlichen zur äußeren Flossenhälfte gehörigen Muskeln. Hier verbindet sie sich auch mit den, an den Flossenmuskeln vorhandenen Zwischensehnen (Fig. 3 *Inst*) gerade so, wie mit den Inscriptiones tendineae der Seitenmuskeln. Weiter distalwärts wird sie außerordentlich dünn und von der Stelle an, wo sie nicht mehr auf den Muskeln gelagert ist (Fig. 1 u. 3, 6), verwächst sie mit dem Integumente. Dasselbe Verhältnis besteht auch bei der inneren Seitenmuskelfascie. Ihre Anheftungsstelle an das Becken ist zwischen dem Ansatze der Seitenmuskeln an die dorsale Beckenfläche und dem Ursprunge der inneren Stammmuskulatur (vgl. Fig. 4 *Fsin*).

Was die Seitenmuskeln selbst betrifft, so bieten dieselben wenig Eigenthümliches. Die Zwischensehnen sind ziemlich breit und verlaufen schräg von vorn nach hinten und ventralwärts (Fig. 3 und 5 *Ins.*). Zwei dieser Inscriptionen befestigen sich an den beiden Schenkeln der vorderen paarigen Fortsätze des Beckens (vgl. Fig. 3). Die nächst hintere Inscription dient mehreren Fasern der Flossenmuskulatur zum Ansatze und Ursprunge, und dadurch gewinnen dieselben Beziehungen zur Gliedmaßenmuskulatur (vgl. Fig. 3). Der Ansatz der Seitenmuskeln an das Skelet der Gliedmaße ist ein äußerst einfacher. Er erstreckt sich auf der dorsalen Beckenfläche von dem lateralen Höcker (*Pe*) des hinteren Beckenfortsatzes nach vorn bis zu den Schenkeln des vorderen paarigen Fortsatzes desselben. Auf diese Weise wird das Becken durch seine dorsale Fläche festgehalten und bietet als ein fester Punkt der übrigen Muskulatur eine geeignete Ursprungsstätte vgl. Fig. 4 *Fsin.*). Das Zwischenstück hat keine Beziehungen zur Seitenmuskulatur.

Gehen wir nun zu den Muskeln, welche ausschließlich der Gliedmaße angehören, so wird es zunächst unsere Aufgabe sein, dieselben in Gruppen zu zerlegen, sie im Großen, wie wir es auch bei den anderen Fischen gethan haben, einzutheilen. Die horizontale Lagerung der Flosse bei den Selachiern und Ganoiden erlaubte uns, von vorn herein zwei große Muskelgruppen zu bilden, nämlich eine ventrale und eine dorsale Gruppe. Hier hingegen können die Muskeln nur in eine äußere resp. laterale, und eine innere oder mediale Gruppe eingetheilt werden[1]. Wir könnten zwar die Ausdrücke »dorsal« und »ventral« in Beziehung auf die im vergleichend-anatomischen Theile dieser Arbeit zu begründende Homologie der gleichnamigen Schichten des Ceratodus mit den übrigen Fischen auch hier anwenden, also diese beiden Bezeichnungen im rein morphologischen Sinne gebrauchen: doch würde dies Vorgreifen die Beschreibung der Flossenmuskeln bedeutend verwirren. Durch die eigenthümliche Lage der Flossen von Ceratodus sind aber die Bezeichnungen »laterale« und »mediale« Muskelschichten auch nicht ganz zutreffend, denn die laterale Schicht hat an ihrem Ursprung am Becken eine rein ventrale Lage, dergleichen auch die mediale Schicht. Halten wir indessen dennoch diese Bezeichnungen fest, so müssen wir von der eigentlichen Flosse ausgehen, wo ja die Flächen eine ausgesprochen laterale und mediale Lage einnehmen. So rechnen

[1] Humphry's plantar and dorsal portions. l. c. pag. 282.

wir auch am Becken diejenigen Muskeln zur lateralen Schicht, welche, wenngleich eine ventrale Lage einnehmend, zu der lateralen Flossenfläche sich begeben. Dasselbe gilt auch für die mediale Flossenfläche.

α) Muskeln der äußeren Flossenfläche.

Wir beginnen unsere specielle Darstellung mit den lateralen Muskeln, weil dieselben sich am besten in natürlicher Lage abzeichnen und demonstriren lassen. Es haben außerdem die beiden Hauptmuskelschichten der Flosse eine so große Übereinstimmung sowohl in ihrem Bau als auch in den Beziehungen zum Skelet, dass eine ausführliche Beschreibung beider Lagen gar nicht nöthig erscheint. Auch innerhalb der lateralen Schicht lassen sich die Muskeln in zwei Hauptkategorien spalten, die, dem Flossenskelet sich anschließend, die Stamm- und Radialmuskulatur bilden. Erstere folgt in Längszügen dem Stamm, dem Basale metapterygii, letztere hat einen schrägen den Radien entsprechenden Verlauf (vgl. Fig. 3 *Stma* u. *Rdma*). Die Stammmuskulatur setzt sich aus Fasern zusammen, welche längs der Stammreihe verlaufen und durch sieben Zwischensehnen in ihrem Verlaufe unterbrochen sind (Fig. 3 *Inst*[1]). Die Stammmuskulatur kann in zwei über einander liegende Schichten eingetheilt werden, welche indessen nicht scharf von einander zu trennen sind. Die Hauptunterschiede bestehen im Ursprung und Ansatz, und in der damit zusammenhängenden Verschiedenheit der Wirkung der Muskeln. Die oberflächliche Schicht erstreckt sich bis etwa zum sechsten Gliede der Stammreihe (Fig. 3 *6*), während die Fasern der tiefen Schicht schon viel früher am Zwischenstück ihre Ansatzstellen finden (vgl. Fig. 4). Der Ursprung der oberflächlichen Schicht besteht aus zwei Portionen, von welchen die eine (Fig. 3 *Sdp*) vom Becken, die andere aber von der äußeren Seitenmuskelfascie herkommt (Fig. 3 *Sds*). Beide Portionen konvergiren nach hinten zu und vereinigen sich an der ersten Inscriptio tendinea der Stammmuskulatur (Fig. 3 *Inst*). Der Beckenursprung der oberflächlichen Schicht (Fig. 3 *Sdp*) erstreckt sich von der Spitze des lateralen Schenkels des vorderen paarigen Beckenfortsatzes (*PJ*) längs seines hinteren Randes, geht dann auf die äußere Fläche des hinteren Beckenfortsatzes über, wo seine mediale Grenze durch die beschriebene, hier vorhandene Leiste (Fig. 1 *cr*) repräsentirt wird (s. Fig. 6 *USdp*). Bei der Beschreibung der Fascien hatte ich bereits erwähnt, dass das ganze Becken von einer Lamelle

der äußeren Seitenmuskelfascie überzogen wird. Dieselbe steht auch in Beziehung zu der oberflächlichen Schicht, indem zahlreiche Fasern sich mit derselben verbinden und also von ihrer inneren Fläche entspringen (vgl. Fig. 3 *Fsc*). Es muss noch erwähnt werden, dass am lateralen Rande des Beckenursprunges der oberflächlichen Schicht Fasern vorhanden sind, die von dem lateralen Schenkel des Fortsatzes *PJ* nur bis zum nächst hinteren Zwischenbande der Seitenmuskeln verlaufen und sich an dasselbe festheften (vgl. Fig. 3). Von dieser Stelle des Zwischenbandes entspringen auch einige wenige Bündel, die sich dem lateralen Rande des Beckenursprunges der oberflächlichen Schicht anschließen und bis zur ersten Inscription derselben verlaufen (vgl. Fig. 3). — Die zweite, von der Seitenmuskelfascie entspringende Portion der oberflächlichen Schicht ist von dem Beckenursprung der ersten Portion vollkommen getrennt (Fig. 3 *Sds*). Sie besteht aus einer dünnen Lage neben einander liegender Fasern, welche von ihrer Ansatzstelle, also von der ersten Inscription der oberflächlichen Schicht, fächerförmig divergiren, so dass der Ursprung eine ziemlich lange bogenförmige Linie an der Fascie der Seitenmuskeln bildet (Fig. 3 u. 4 *Sds*)[1]. Da der Ursprungstheil der erwähnten Portion von der inneren Fläche der Seitenmuskelfascie herkommt, so kann letztere ungestört über den Muskel zur Flosse hinziehen, wo wir bereits ihr näheres Verhalten geschildert haben. Mit den Seitenmuskeln und deren Zwischensehnen steht die Portion *Sds* in gar keinem Zusammenhang. Zur ersten Inscription angelangt (Fig. 3 *Inst*), verbindet sich der Fascienursprung mit dem Beckenursprunge, wobei die Beckenportion den medialen Theil der Sehne für sich in Anspruch nimmt, der Fascienursprung hingegen den lateralen. Die erwähnte erste Inscription hat, wie die übrigen sechs, einen eigenthümlichen, nach hinten konkaven, bogenförmigen Verlauf. Sie durchsetzt alle Fasern der oberflächlichen Schicht, steht aber mit dem unter derselben liegenden Skelet nicht in Verbindung. Weiterhin zieht die oberflächliche Schicht der Stammmuskulatur, wie erwähnt, auf der Stammreihe, sich auch der sich allmählich verjüngenden Form derselben anpassend. Sie gewährt uns hier ein Bild, welches in dem Verhalten der Seitenmuskeln sein Analogon findet: es sind längsverlaufende Fasern, welche von Zeit zu Zeit von den Zwischensehnen unterbrochen sind. Wie die ganze

[1] Humphry erwähnt diese Portion, lässt dieselbe aber direkt vom Seitenmuskel herkommen. l. c. pag. 283 Fig. 34 auf Taf. XIV.

Stammmuskulatur sich distalwärts zuspitzt, so werden auch die Abstände zwischen den Inscriptionen kleiner und sie selbst auch schmäler. Die Muskelpartien zwischen den Sehnen stellen Anfangs ziemlich dicke, etwas gewölbte Abschnitte dar, welche distalwärts immer schmächtiger werden, und sind in der Gegend des sechsten Stammgliedes von der Fascie und dem Integumente kaum mehr zu trennen. Von dem allgemeinen Verhalten der Stammmuskulatur bildet eine Ausnahme ein kleiner Muskel, der sich von dem medialen Abschnitte der ersten Zwischensehne ablöst, eine selbständige, nach hinten und median gerichtete Richtung einschlägt und in der Gegend der zweiten Inscription in eine feine Sehne übergeht, mit welcher sich noch mehrere Muskelbündel der später zu betrachtenden Radialmuskeln verbinden, um sich an der Spitze des zweiten Gliedes des ersten medialen Radius festzuheften (Fig. 3 *ab*).

Von Interesse ist das Verhalten der Zwischensehnen der oberflächlichen Stammmuskulatur zu den Gliedern der Stammreihe. Zuerst ist hervorzuheben, dass weder die Inscriptionen noch die Muskelfasern mit dem Knorpel des Flossenskelets im Zusammenhange stehen. Es bilden eine Ausnahme nur einige tiefe Fasern der Stammmuskulatur, welche sich am ersten Gliede der Stammreihe festheften (vgl. Fig. 6 *Atst*). Es ist nichts leichter, als die ganze Muskulatur von der Flosse abzuziehen. Dabei ist aber zu bemerken, dass die Inscriptionen den Gliedstücken des Basale durchaus entsprechen, und sich immer zwischen je zwei Artikulationen derselben lagern, so dass ihre ventralen Enden immer zwischen je zwei ventrale Radien zu liegen kommen. Auf den dorsalen Radien, welche wegen ihrer größeren Anzahl dicht an einander liegen, verlaufen die Enden der Inscriptionen über dieselben hinweg.

Von der oberflächlichen lateralen Stammmuskulatur lässt sich, wie gesagt, eine tiefere Schicht abtrennen. Sie setzt sich zusammen: erstlich aus denjenigen Muskeln, welche vom Becken zum Zwischenstück verlaufen (Fig. 5 Sdp^{I} u. Sdp^{II}): zweitens aus Muskeln, die, der Richtung der Radien sich accommodirend, mit denselben zusammen verlaufen, und die ich als Radialmuskeln bereits genannt habe (Fig. 3 *Rdma*). Demnach ist es offenbar, dass die tiefe Schicht im Gegensatz zur oberflächlichen aus lauter einzelnen in proximo-distaler Richtung unzusammenhängenden Muskeln besteht, welche nur darin übereinstimmen, dass sie eben von der oberflächlichen Schicht bedeckt sind. — Gehen wir zunächst zu der Muskelgruppe, welche das Becken mit dem Zwischenstück verbindet,

über. Hier treten uns zwei Muskeln entgegen, die von einander gut abzusondern sind (Fig. 5 *Sdp*^{I} u. *Sdp*^{II}). Der eine *Sdp*^{I} entspringt längs des ganzen lateralen Randes des hinteren Beckenfortsatzes, das knopfartige Ende des lateralen Höckers *Pe* frei lassend, an welchen, wie wir wissen, sich die Seitenmuskeln festsetzen (Fig. 6 *USdp*^{I} u. *Asm*). Es ist ein dicker, schöner Muskel, dessen Fasern an der Oberfläche in zahlreiche Sehnen übergehen. Von seinem Ursprunge aus verlaufen die Fasern schräg auf der etwas gewölbten Fläche des hinteren Beckenfortsatzes über die Artikulation desselben mit dem Zwischenstück hinweg, und setzen sich an die mediale Protuberanz des Zwischenstückes fest (Fig. 1 Y u. Fig. 6 *Asdp*^{I}). Was jedoch diesen Muskel nicht vollständig von dem Beckenursprung der oberflächlichen Stammmuskulatur abtrennen lässt, ist der Umstand, dass einige seiner Sehnen sich mit der ersten Inscription dieser Schicht verbinden. Der zweite Muskel (Fig. 5 *Sdp*^{II}) schließt sich in seinem Verlaufe eng dem vorhergehenden an. Seine tieferen Fasern entspringen von der dorsalen Fläche des lateralen Randes des hinteren Beckenfortsatzes, so dass die eigentliche Kante desselben zwischen den Ursprüngen der beiden Muskeln zu liegen kommt (vgl. Fig. 4 *USdp*^{II}). Die oberflächlichen Fasern nehmen jedoch ihren Ursprung von einer Sehne der Seitenmuskeln, welche von dem Höcker *Pe* zum lateralen Schenkel des Fortsatzes *PJ* des Beckens hinzieht. Nun ziehen die Fasern dieses Muskels, wie die des vorigen, über die Artikulationsfläche des Beckens mit dem Zwischenstück, und finden ihre Hauptansatzstellen am lateralen Fortsatze (X) des Zwischenstückes (vgl. Fig. 6 *ASdp*^{II}). Die oberflächlichen Fasern verbinden sich jedoch, eben so wie diejenigen des Muskels *Sdp*^{I} mit dem lateralen Theil der ersten Inscription der oberflächlichen Schicht.

Die zweite Gruppe der Muskeln der tiefen Schicht bilden nun die Radialmuskeln. Letztere können in zwei Abschnitte gesondert werden: in diejenigen, welche von Skelettheilen entspringen und sich auch an solche festsetzen, und in diejenigen, welche mit dem Skelet in keinerlei Beziehung stehen. Diese Gruppen sind nun, was ihre Lage angeht, von einander geschieden, gehen aber sonst kontinuirlich in einander über. — Die mit dem Skelet in Beziehung stehenden radialen Muskeln befinden sich vorn und verlaufen vom Zwischenstück zu den vordersten Radien (Fig. 3 *Rdms* u. *Rdmv*). Sie entspringen von dem Fortsatze X des Zwischenstücks (Fig. 6 *Rdms*), sind Anfangs von der über sie hinwegziehenden Stammmuskulatur bedeckt, kommen dann am lateralen Rande derselben hervor, ver-

laufen, die lateralen, schräg nach hinten und lateralwärts und setzen sich circa an die vier ersten lateralen resp. dorsalen Radien mit ihren tieferen Fasern fest (Fig. 6 *Abd*). Die oberflächlichen Fasern stehen indessen in Verbindung mit den sog. Hornfäden des sekundären Flossenskelets. Auf der lateralen Flossenseite lässt sich der Unterschied im Verlaufe dieser wenigen Muskelbündel von den nächst hinten gelegenen, zur zweiten Gruppe der radialen Muskeln gehörigen, wahrnehmen, indem ihre Richtung eine viel mehr nach hinten gerichtete ist. Auf der medialen resp. ventralen Flossenseite Fig. 3 *Rdmv*) ist dieses viel weniger der Fall. Hier schließen sich die mit dem Skelet sich verbindenden radialen Muskeln eng an die übrigen an, unterscheiden sich aber von den eben betrachteten der lateralen Seite (*Rdms*) dadurch, dass die ersten Bündel sich weder an die Skelettheile noch an die Hornfäden festsetzen, sondern sich mit der bereits beschriebenen Sehne des Muskels *Ab* verbinden. Sonst verhalten sie sich ganz wie diejenigen der lateralen Seite, sind mit denselben gleichen Ursprungs und setzen sich an die laterale Fläche des ersten Radius fest (Fig. 6 *Amrd*). Die Bündel der zweiten Gruppe der radialen Muskeln (Fig. 3 *Rdma*) stehen, wie eben erwähnt, in gar keinem Zusammenhang mit dem Skelet. Ihre Richtung entspricht derjenigen der Radien, welche sie bis zur Gegend des sechsten Stammgliedes vollständig bedecken. Sie entspringen von den Inscriptionen der Stammmuskulatur und zwar von den hinteren, verbreiterten Enden derselben. Demgemäß liegen die einzelnen von einem Zwischenbande kommenden Bündel an ihrem Ursprungstheil nicht parallel neben einander. Die weiter hinten gelegenen beschreiben, — sei es nach außen, auf der medialen Flossenseite, oder nach innen, auf der lateralen, — leichte Bogen, um zu den ihnen zum Ansatze dienenden Hornfäden zu gelangen. Auch ist die Form dieser Muskeln am Ursprungstheil etwas komprimirt, von ovalem Querschnitte, während sie sich distalwärts verbreiten, aponeurotisch werden und mit ihren Endsehnen eine Anzahl von Hornfäden umfassen. Vom sechsten Gliede der Stammreihe an werden die Radialmuskeln außerordentlich dünn und schmächtig, bestehen aus einer geringen Anzahl von Bündelchen, welche nur mit Mühe von der hier bereits mit dem Integument verwachsenen Fascie abzulösen sind. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass die Radialmuskeln auch da noch vorkommen, wo bereits die Stammmuskulatur nicht mehr vorhanden ist, ihnen also die Ursprungsstätte fehlt. Sie stellen hier wahrscheinlich, eben so wie die Radien, die eben-

falls mit dem Stamme nur locker verbunden sind. Gebilde vor, die jetzt ganz ohne funktionelle Bedeutung sind.

Da wir nun die Muskeln der äußeren Gliedmaßenfläche kennen gelernt haben, werfen wir einen Rückblick auf das Ganze.

Zu allererst muss ganz besonders betont werden, dass die angeführten Schichten und Gruppen keineswegs scharf von einander geschieden sind, wie es etwa nach der Beschreibung scheinen dürfte. Hier besteht dasselbe Verhältnis, wie bei den früher bearbeiteten Fischen, wo die Muskulatur gleichsam eine zusammenhängende Hülle des Skelets bildet. Der Deutlichkeit halber mussten selbstverständlich sowohl die Beschreibung als auch die Zeichnungen etwas schematisch werden, welches Verfahren dem Leser das Gewirre durch einander geflochtener Muskelfasern nur veranschaulichen kann. Es ist auch einleuchtend, dass Vieles von der Präparation selbst abhängig ist, dass Manches auf künstlichem Wege hergestellt ist und nur eine relative Selbständigkeit besitzt. Desshalb möchte ich, um allen Missverständnissen auszuweichen, die, als selbständige Schichten oder Muskeln beschriebenen Theile als, Kategorien von Muskelfasern aufgefasst wissen, welche sich im Ansatze, in ihrer Lagerung und im Ursprunge von einander unterscheiden, die jedoch alle einem großen, zusammenhängenden System der äußeren Flossenmuskulatur angehören. Eine größere Selbständigkeit der beschriebenen Muskeln besteht selbstverständlich da, wo zwischen dem Ursprung und dem Ansatze eine wichtige Gelenkverbindung besteht, so z. B. bei den Muskeln, welche vom Becken zum Zwischenstück verlaufen, und vom letzteren zu den vordersten Radien. Vermöge der Starrheit der Flosse aber, die nur in toto bewegt werden kann, sind die Muskeln auf derselben äußerst wenig differenzirt, und können nur alle zusammen ihre Wirkung hervorbringen. Es kann hier natürlich nur von einer Abduktion die Rede sein. Wenn überhaupt ein geringer Grad einer Rotation der Flosse vorkommt, was ja durch das Gelenk zwischen dem Becken und dem Zwischenstück ermöglicht ist, so können dabei nur die Muskeln der tieferen Schicht thätig sein und zwar die vom Becken zum Zwischenstück verlaufenden Mm. *Spd*^{I} u. *Spd*^{II} (Fig. 5).

β) Muskeln der inneren Fläche.

Wie bereits erwähnt, ist die Ähnlichkeit der Flossenmuskeln der äußeren und inneren Fläche so groß, dass ich nach der voran-

gegangenen Beschreibung nur Weniges über die letzteren hinzuzufügen brauche. Eben so besteht auch hier eine oberflächliche und tiefe Schicht, eine Stamm- und eine Radialmuskulatur, deren gegenseitige Beziehungen die nämlichen, wie auf der äußeren Fläche (vgl. Fig. 4 *Stmi* und *Rdmi*) sind. Während aber der Ursprungstheil der lateralen Stammmuskulatur aus zwei Portionen besteht, von welchen die eine, wie wir wissen, von der äußeren Seitenmuskelfascie entspringt, ist an der inneren Muskulatur nur der Beckenursprung vorhanden. Er nimmt den ganzen mittleren Theil des durch die beiden hinteren Beckenschenkel gebildeten Bogens ein und reicht auf der ventralen Fläche nach vorn bis zur »Platte« des Beckens (vgl. Fig. 3 *Stmi*); an den Seiten erstreckt er sich bis zur Leiste *cr* (Fig. 1), und geht dann auf die dorsale Beckenfläche über. Hier reicht er bis zum Ursprung des vorderen unpaaren Fortsatzes nach vorn und verläuft neben dem Ansatze der Seitenmuskeln nach hinten (Fig. 4 *Stmi*). Hier ist sein vorderer resp. lateraler Theil von einer dicken Fascie bedeckt, die sich mit dem Beckenansatze der inneren Seitenmuskelfascie verbindet (Fig. 4 *Fsin*) und den zahlreichen oberflächlichen Fasern zum Ursprung dient. Es ist durch die Lagerung des Beckenursprungs der inneren Stammmuskulatur gegeben, dass die gleichnamigen Muskeln der beiden Gliedmaßen hier zusammenstoßen müssen. Das gleiche Verhältnis bestand auch bei den Haifischen, wo wir zwischen den beiderseitigen Muskeln ein Bindegewebsseptum angetroffen haben, welches eine vollkommene Scheidung derselben hervorbrachte[1]. Bei Ceratodus ist dieses nicht der Fall (vgl. Fig. 3 *Stmi*). Hier ist die ganze ventrale Fläche aponeurotisch und die Fasern beider Muskeln sind innig mit einander verflochten: sie durchkreuzen sich und es scheint, dass die Fasern der linken Seite auf die rechte übergehen und umgekehrt. Die Fasern des Muskels stellen einen dicken, schönen Muskelbauch dar, der lateralwärts sich zur dorsalen resp. inneren Fläche des Zwischenstückes begiebt, wo seine medialen resp. dorsalen Fasern sich ansetzen. Es ist namentlich die am medialen Rande des Zwischenstückes vorhandene Protuberanz, die hier in Betracht kommt (vgl. Fig. 2 Y). Indessen dient auch der median gerichtete Fortsatz *z* (Fig. 2) zum Ansatze der tieferen Muskelfasern. Nur der hintere mediale Rand des Zwischenstückes wird vom Ansatze der inneren Stammmuskulatur nicht eingenommen, und dient

[1] Vgl. meine Untersuchungen I. Theil. Morph. Jahrb. Bd. V. Taf. XXIX, Fig. 11, 12, 13 *S*.

zum Ursprunge der tieferen zur Radialmuskulatur zu rechnenden Schicht.

Während sich also die tieferen Fasern schon am Zwischenstücke festsetzen, verlaufen die oberflächlichen weiter zur Flosse und werden zur Stammmuskulatur derselben. Sie sind eben so wie diejenigen der äußeren Flossenfläche von Zwischensehnen unterbrochen und reichen distalwärts eben so weit. — Die tiefe Schicht ist noch weniger differenzirt als auf der äußeren Fläche. Zwischen dem Becken und dem Zwischenstück habe ich keine besonderen Muskeln anzuführen. Hingegen besteht zwischen dem letzteren und den ersten Radien eine besondere Muskulatur, welche von dem medialen und hinteren Rande des Zwischenstückes entspringt und sich an die dorsale resp. innere Fläche des ersten medialen resp. ventralen Radius festheftet. Auch zu den ersten lateralen resp. dorsalen Radien verlaufen tief gelegene Muskelfasern vom Zwischenstücke. Sie sind jedoch nicht so selbständig wie diejenigen der lateralen Seite. Über die Radialmuskulatur der inneren Flossenseite habe ich nichts hinzuzufügen, da sie sich ganz eben so wie auf der äußeren Flossenfläche verhält.

Die Wirkung der Muskeln der inneren Flossenseite kann nur eine adductorische sein, und wir konstatiren hiermit, dass die beiden großen Muskelgruppen, die laterale und mediale, der hinteren Gliedmaße Antagonisten sind: die ersteren sind Abductoren, die letzteren Adductoren.

c. Das Nervensystem.

Die die Gliedmaßen versorgenden Nerven sind ventrale Äste der Spinalnerven. Sie verlaufen auf der inneren Fläche der Seitenmuskeln und sind von der inneren Fascie derselben, so wie auch vom Peritoneum bedeckt. Die vorderen, noch nicht im Zusammenhang mit der Gliedmaße stehenden ventralen Äste sind dünn und verästeln sich sehr bald in dem von ihnen innervirten Myocomma. Es ist dieses Verhältnis festzuhalten, da die Gliedmaßennerven hiervon eine Ausnahme machen. Sie beschränken sich nicht mehr auf das ihnen zukommende Myocomma, sondern verlaufen zum nächst hinteren und verbinden sich mit dem daselbst gelagerten Nerven (vgl. Fig. 7). Auch sind fast alle Gliedmaßennerven, namentlich die mehr distal gelegenen, eigenthümlich breit und dünn, die stärksten von ihnen sogar bandartig durchsichtig und stehen alle ver-

mittels Anastomosen oder eines Collector Fig. 7 *c* in Verbindung mit einander. Ihre Reihenzahl kann ich nur annähernd angeben, da das Bestimmen derselben immer seine Schwierigkeiten hat, wenn die Eingeweide und der Schultergürtel nicht verletzt werden sollen. Bei einem Exemplare, das ich Prof. Gegenbaur verdanke, und das allerdings kleiner war als die beiden übrigen, habe ich indessen die Reihenzahl bestimmen können, und fand, dass der erste Gliedmaßennerv der 19. ventrale Ast ist. Die Gesammtzahl der Gliedmaßennerven ist hingegen ziemlich konstant und variirt, wie es scheint, nur äußerst wenig (1—2 Nerven). Da jedoch die Anastomosen der vordersten Nerven sehr fein sind, und ihre Präparation große Schwierigkeiten bietet, so kann es natürlich vorkommen, dass im gegebenen Fall die Anastomose eines oder zweier Nerven nicht aufzufinden ist. Es kommt aber wenig darauf an, ob wir einen ventralen Ast mehr oder weniger zu den Gliedmaßennerven hinzuzählen. Das Wichtigste bleibt immer der Modus ihrer Verästelung und Verbindung mit einander. Ich werde bei der Beschreibung der Nerven mich auf das größte und besterhaltene Ceratodusexemplar stützen, und nur Dasjenige vorführen, was ich selbst mit vollkommener Sicherheit erkannt habe.

Ich fand zwölf ventrale Äste, welche im Zusammenhang mit den Muskeln der Gliedmaße stehen (Fig. 7 *1*—*12*). Nur die vier hintersten Gliedmaßennerven verlaufen direkt zur Extremität: alle übrigen sind, — sei es durch feine Anastomosen, oder durch einen Collectivstamm, — mit derselben nur indirekt verbunden. Bei den vier ersten Nerven (Fig. 7 *1*—*4*) sind die Anastomosen unregelmäßig, zum Theil feine Ansae, die bald ganz an der Peripherie, bald auch mehr central sich finden. Die Endzweige dieser Nerven verästeln sich in den Fasern ihres Myocomma, und ihr Stamm ist meistens sogleich hinter einem Zwischenbande der Seitenmuskeln gelegen. Die vier folgenden Nerven (Fig. 7 *5*—*8*) gewinnen schon mehr den Charakter echter Gliedmaßennerven. Sie sind bedeutend kräftiger als die vorigen, und schlagen bereits eine mehr oder weniger nach vorn gerichtete Bahn ein. Ihre feinen zur Seitenmuskulatur abgehenden Zweige entspringen mehr central, wesshalb sie auch auf der Figur nur zum Theil dargestellt werden konnten, und lösen sich sofort in derselben auf. Anders verhalten sich die Endäste. Meistens zwei an Zahl, verlaufen sie, ohne Muskelzweige abzugeben, bis zum Collector (Fig. 7 *c*), und gehen vollständig in denselben ein. Nur die Äste des 7. u. 8. Nerven verbinden sich unter einander noch

bevor sie den Sammelnerven erreicht haben. Letzterer nimmt aber seine Entstehung von dem vorderen Aste des fünften Gliedmaßennerven, und verläuft, die anderen in sich aufnehmend, zur Seite der Medianlinie nach vorn und nimmt allmählich an Dicke zu. Ähnliche Verhältnisse der Gliedmaßennerven fanden wir schon bei den Haien und Ganoiden; jedoch finde ich bei Ceratodus nicht die vom Collector zur Seitenmuskulatur in regelmäßigen Abständen abgehenden Zweige. Nachdem derselbe die verbundenen Äste des 8. und 7. Nerven aufgenommen, stellt er einen dicken Stamm vor, der sich in zwei Äste spaltet, welche sich mit dem Stamme des 9. Nerven verbinden. Der mediale Fig. 7 *ac* ist ein dünnes Fädchen und nimmt den vorderen Zweig des 8. Nerven in sich auf. Vom Ursprungstheil des lateralen Astes Fig. 7 *al*, der seiner Stärke wegen als Fortsetzung des Collectors aufgefasst werden kann, entsteht ein Nervenfädchen, welches sich bald, wie es scheint in den Seitenmuskeln auflöst *ns*. Nach der Vereinigung der Äste des Collectors mit dem Stamme des 9. Nerven entsteht ein Plexus, in welchen die Elemente der drei übrigen und letzten Nerven der Gliedmaße eingehen. Es wäre eine überflüssige Arbeit, eine genaue Beschreibung dieses Plexus zu geben, da derselbe außerordentlich komplicirt und außerdem sehr variabel ist. Die gegebene Figur 7 mag die Verhältnisse, wie sie hier im speciellen Falle bei dem größten untersuchten Exemplare vorliegen, veranschaulichen. Auch die Lagebeziehung des Plexus zum Skelet ist daraus ersichtlich. Wir sehen, dass derselbe im Bereiche des Zwischenstückes sich findet.

Das Wesentliche dieser Plexusbildung besteht jedoch darin, dass sämmtliche Gliedmaßennerven sich hier verbinden, so dass die die Gliedmaßenmuskeln innervirenden Endäste des Plexus im innigsten Zusammenhange unter einander stehen. — Aus dem Plexus gehen sechs Nerven hervor, von welchen drei auf die laterale d^1, d^2, d^3 Flossenseite, drei auf die mediale v^1, v^2, v^3 verlaufen. Verfolgen wir z. B. den ersten sich in die Äste d^1 und v^1 spaltenden Nerven, so sehen wir, dass derselbe sich aus den Elementen aller Gliedmaßennerven zusammensetzt. Vom Collector bekommt derselbe das Ästchen Cv^1, vom 9. Nerven den Ast $9\,v^1$, mit dem 10. steht er in Verbindung durch das Ästchen $10\,v^1$, und vom 11. Nerven, welcher durch den Ast a^{12} mit dem 12. und letzten Gliedmaßennerven in Verbindung steht, den Ast $11\,v^1$. Auf eine ähnliche Art setzen sich auch die übrigen Endäste des Plexus zusammen.

Was nun das specielle Verhalten der Endäste angeht, so kann

ich, wegen ihrer außerordentlichen Feinheit, nur ihr verhältnismäßig gröberes Verhalten angeben, da bei ihren peripherischen Verzweigungen mir die nöthige Sicherheit abgeht. Alle peripheren Nerven des Plexus verlaufen, wie bei den Haien, auf dem Skelet, und nur ihre Äste begeben sich in die Muskeln hinein. Der erste mediale Endast des Plexus (v^1) begiebt sich auf das Zwischenstück unmittelbar vor dem Vorsprunge x desselben, und verläuft dann um den Fortsatz z (vgl. Fig. 7). Hier giebt er mehrere Zweige ab, welche sich in der sie bedeckenden Muskulatur des Stammes verästeln. Dann verbindet er sich mit dem Aste v^2 und verläuft weiter am Rande des Basale auf den Radien, wo er mehrere sich in der Radialmuskulatur der betreffenden Seite auflösende Zweige abgiebt. Der Endast v^2 verläuft zur anderen Seite des Fortsatzes z und nach seiner Verbindung mit dem Aste v^2 läuft er Anfangs auf den beiden ersten Basalgliedern der Stammreihe, und begiebt sich mit dem Aste v^1 gemeinschaftlich auf die dorsale Flossenseite, wo er ebenfalls Zweige zur Radialmuskulatur entsendet. Der dritte Ast endlich (v^3) berührt das Zwischenstück gar nicht und ist einzig und allein für die ventrale resp. mediale Flossenseite bestimmt. Er verläuft auf den Radien der erwähnten Seite, und spaltet sich in mehrere sehr feine Endäste, die in den betreffenden Radialmuskeln ihr Endziel finden. — Es findet annähernd dasselbe Verhalten auch auf der äußeren Flossenfläche statt. Jedenfalls können wir konstatiren, dass auf jeder Flossenfläche Längsstämme am Basale verlaufen, ferner, dass auf der dorsalen resp. lateralen Flossenseite die Nerven zahlreicher sind als auf der ventralen. Es ist natürlich anzunehmen, dass die Flossennerven in ihrem Verlaufe noch viel mehr Ästchen zu den sie umgebenden Muskeln abgeben, als es auf der Figur aufgezeichnet ist. Ich habe aber absichtlich nur diejenigen aufgezeichnet, welche ich mit Sicherheit erkannt habe.

Aus der Anordnung des Nervensystems des Ceratodus sehen wir, dass wir hier eine Einrichtung haben, welche für uns nicht mehr neu ist. Wir fanden bereits bei den Haien analoge Verhältnisse. Es findet hier dieselbe Verbindung der ventralen Spinaläste durch einen Sammelnerven, die Spaltung der Endäste in zwei Hauptkategorien, in diejenige der äußeren und inneren resp. ventralen und dorsalen Flossenfläche statt. Der Plexus, welcher bei den Haien in der Gliedmaße selbst stattfindet, ist hier vor der Gliedmaße gelagert und erinnert somit an die Befunde bei der Chimaera. Bei den Haien fanden wir auf jeder Fläche einen am Basale verlaufenden Längs-

stamm. hier dagegen können wir zwei unterscheiden. was mit der biserialen Anordnung des Skelets und der Muskeln im Einklang steht. Was den allgemeinen Verlauf der Endäste des Plexus betrifft, so können wir konstatiren. dass er bei Ceratodus ein einfacher ist. in so fern die Nervenkanäle am Becken fehlen. Es findet ferner hier kein Winden der Äste einer der beiden Flossenflächen. etwa um das Zwischenstück. statt. wie es die ventralen Äste der Haie um das Basale metapterygii thun.

Was die aus diesen Befunden folgenden Konsequenzen betrifft. verweise ich auf den nächsten, vergleichenden Theil dieser Arbeit.

---

2) Vergleichender Theil.

Nachdem wir die Hintergliedmaße von Ceratodus in allen ihren Einzelheiten kennen gelernt haben. ist es unsere Aufgabe. dieselbe einer vergleichend-anatomischen Prüfung zu unterwerfen. die Homologie ihrer einzelnen Theile bei den schon früher untersuchten Fischen aufzufinden.

Es ist wohl kaum daran zu zweifeln, dass das Becken des Ceratodus dem Becken der Selachier homolog ist. Dafür spricht seine Lage in der Medianlinie der Bauchfläche. der Ansatz der Seitenmuskeln an dasselbe. und der Ursprung der die Flossen bewegenden Muskulatur. Es ist ein homogenes Stück. welches. wie bei vielen Haien. keine mediane Trennung in zwei Hälften aufweist. Seine, bei Ceratodus so mächtige Ausbildung. die mannigfachen Fortsätze. Leisten und Vorsprünge, sind durch die Größe und durch die damit im Zusammenhang stehende Leistungsfähigkeit der Muskulatur zu erklären. Unsere Aufgabe ist es aber nachzusehen. ob alle diese Differenzirungen des Ceratodus-Beckens etwas specifisch Neues vorstellen. oder ob sie. namentlich die Fortsätze. nicht schon bei den Haien im rückgebildeten Zustande anzutreffen seien.

Was zunächst den vorderen unpaaren Fortsatz angeht, so finden sich bei einigen Haien Anknüpfungspunkte. Ich erinnere an das Becken von Heptanchus. das »eine rechteckige Platte vorstellt. welche in der Mittellinie einen nach vorn gerichteten. kurzen und abgerundeten Vorsprung besitzt«[1]. Eben so wie bei Ceratodus ist dieser

---

[1] Meine Untersuchungen 1. Theil pag. 453. Vgl. auch d. gegebene Abbildung des Beckens v. Heptanchus auf Taf. XXVIII Fig. 1.

Vorsprung im Bindegewebe der Medianlinie eingebettet, und ist bei Heptanchus offenbar rückgebildet. Die Differenz liegt also nur in der Größe der beiden Fortsätze. Berücksichtigen wir aber, dass die Länge dieses Fortsatzes bei Ceratodus auch beträchtlichen Schwankungen[1] unterworfen ist, was wahrscheinlich auch bei Heptanchus stattfindet, so fällt dieses Argument von selbst weg. — Ich kann nicht umhin, hier noch darauf hinzuweisen, dass bei den geschwänzten Amphibien solche unpaare, nach vorn gerichtete, zuweilen einfache (Proteus), bald aber gegabelte (Salamandrinen) Fortsätze fast allgemein vorkommen. Es ist also nicht unwahrscheinlich, dass die Amphibien gerade in dieser Hinsicht eine primitive Eigenschaft beibehalten haben, während dieselbe bei den höheren Wirbelthieren und den übrigen Fischen fast vollständig verloren gegangen ist. Es ist schwer, über die Bedeutung und die Genese dieses Fortsatzes etwas Bestimmtes zu sagen. Er dient bei Ceratodus jedenfalls zur besseren Fixirung des Beckens an den Rumpf, und seine Größe steht im direkten Verhältnis zur Größe und Leistungsfähigkeit der ganzen Gliedmaße. Die Genese ist hingegen dunkel.

Gehen wir zu den vorderen paarigen lateralwärts gerichteten Fortsätzen des Ceratodus-Beckens über, so bieten uns dieselben nur geringere Schwierigkeiten, als der eben betrachtete vordere. Wir erkennen in denselben sofort die an den nämlichen Stellen sich findenden, dorsal gerichteten Fortsätze der Plagiostomen, der Holocephalen und der knorpeligen Ganoiden[2]. Vermöge ihrer geringen Entfaltung bei Ceratodus ist ihre dorsale Richtung weniger ausgesprochen, als z. B. bei der Chimaera, wo sie eine bedeutende Größe erreichen. Auch mag das wohl noch damit zusammenhängen, dass das Becken der Selachier um Vieles breiter ist, fast die ganze Bauchfläche als eine quere Spange durchzieht. In Folge dessen müssen auch die betreffenden Fortsätze, eine dorsale Richtung einschlagen. Sehr charakteristisch für dieselben ist ihre oberflächliche Lage und der Ansatz der Seitenmuskeln an dieselben. Diese Fortsätze entsprechen also den dorsalen Abschnitten des Beckengürtels, dem Ilium, was ich später, bei der Betrachtung der Muskeln noch näher begründen will. — Die beiden hinteren, sich mit dem Zwischenstück verbindenden Beckenschenkel sind jedenfalls dieselben Gebilde, welche (in sehr rückgebildetem Zustande) auch bei den Haien die Artiku-

[1] Wie bereits erwähnt zwischen 5 und 7 cm.

[2] Meine Untersuchungen I. Th. Taf. XXVIII Fig. 2 *J*, 3 u. 5 *Pd*.

lation des Beckens mit dem Basale metapterygii vermitteln. Eine auffallende Ähnlichkeit in dieser Beziehung besteht mit der Chimaera, wo ganz die gleichen Stellen des Beckens sich zu Fortsätzen entwickeln, welche das Basale tragen[1].

Es fehlt somit bei den Haien kein einziger Theil des Ceratodus-Beckens, alle Abschnitte sind aber bei den ersteren mehr oder weniger rückgebildet. Nur bei Chimaera ist der dorsale Beckenfortsatz entwickelter als bei Ceratodus. Eine Eigenthümlichkeit des Ceratodus-Beckens ist aber das vollkommene Fehlen von Nervenkanälen. Erinnert man sich, dass solche Löcher bei allen bisher untersuchten mit einem Becken versehenen Fischen, vorkommen, mit Ausnahme des Polypterus, so ist das Nichtvorhandensein derselben bei Ceratodus befremdend. Indessen sind diese Nervenkanäle gewiss nicht als etwas Primitives aufzufassen. Sie sind vielmehr dadurch bei den Selachiern entstanden, dass die am Becken verlaufenden Nerven, durch die Verbreiterung desselben in den Knorpel aufgenommen wurden. Wir sehen, dass auch bei den Selachiern die Zahl dieser Löcher sehr variabel ist, und haben daher kein zu großes Gewicht auf dieselben zu legen. Immerhin muss daran festgehalten werden, dass überall da, wo solche Nervenkanäle vorkommen, sie immer dem Becken, also dem eigentlichen Gliedmaßenbogen angehören.

Beim Zwischenstück entsteht die Frage, ob dasselbe als erstes Glied der Stammreihe aufzufassen ist, oder als ein ganz besonderes, eingeschaltetes oder gar vom Becken abgelöstes Stück? Für die beiden letzten Annahmen besteht nur eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit. Für die erstere spricht aber zuerst das zwischen dem Becken und dem Zwischenstück vorhandene Gelenk, das bei allen Selachiern zwichen dem Becken und dem Basale sich findet; ferner auch die innige Verbindung dieses Stückes mit dem Basale, und endlich das sporadische Vorkommen einiger, dem Zwischenstück ansitzender Radien. Ich selbst habe niemals an demselben Radien gefunden; auch Günther erwähnt in seiner Beschreibung einen solchen Befund nicht. Auf seiner Abbildung[2] finden sich jedoch der rechten Seite des Zwischenstückes ansitzende Radien. Der erste ist vom Zwischenstück abgelöst und besteht aus einem basalen Gliede, das zwei Radien, von welchen der eine aus einem Gliedstücke, der andere aus zweien besteht, trägt. Dieser Umstand ist in so fern

[1] Ebend. Fig. 3.
[2] l. c. Taf. XXXVI.

von großer Bedeutung, als wir dadurch auf das Unzweifelhafteste von der Natur des Zwischenstückes, als ersten Gliedes der Stammreihe, überzeugt werden[1].

Das erste radientragende Glied der Stammreihe ist, wie wir sehen, von den anderen verschieden. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass dasselbe zum Theil aus mit einander verschmolzenen Basalgliedern der Radien besteht. Die Ansicht, dass dieses Stück vermöge seiner bedeutenden Größe sich in Anpassung an die ihm ansitzenden Radien gliedert, scheint mir jedoch plausibler zu sein. Die bestehenden Furchen und Fortsätze sind auch an den übrigen Gliedern der Stammreihe in geringerer Entwicklung anzutreffen. Der erste große den ersten linken Radius tragende Fortsatz ist mit dem Körper des ersten Stammreihengliedes kontinuirlich verbunden, und es besteht auch nicht die geringste Spur einer ehemaligen Trennung. Wollten wir Fortsätze solcher Art als aus den Verschmelzungen der basalen Radialglieder mit dem Stammgliede entstanden deuten, so müssten wir konsequenterweise auch die Fortsätze des Zwischenstückes auf diese Art erklären. Wir haben aber gesehen, dass diese Differenzirungen des Zwischenstücks mit den Muskeln im Zusammenhang stehen. Ganz dasselbe findet auch bei dem ersten radientragenden Stammreihengliede statt. Hätte Günther diese Verhältnisse berücksichtigt, so würde er gewiss nicht die Vermuthung ausgesprochen haben, dass das erste radientragende Stammglied des Ceratodus möglicherweise den zusammengefügten Pro-, Meso- und Metapterygium der Plagiostomen entspreche. Er spricht diese Vermuthung allerdings in Rücksicht der vorderen Gliedmaße aus, aber seiner Beschreibung und Abbildung nach ist dieses Stück an den beiden Gliedmaßen vollkommen gleichartig beschaffen. Man braucht nur die betreffenden Figuren mit einander zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen[2]. Auch was das Zwischenstück betrifft, so spricht sich

[1] Ich glaube nicht zu irren, wenn ich das erste Flossenglied des Protopterus (vordere Glieder) dem Zwischenstück des Ceratodus für homolog halte. Es spricht dafür zuerst seine Artikulation mit dem Schultergürtel, ferner die Entwicklung verschiedener Fortsätze etc. Dass diese Fortsätze »einst knorpelige Strahlen getragen haben müssen, lehrt ein Blick auf die Ceratodus-Extremität, wo solche jetzt noch vorkommen«. Hier meint Wiedersheim vielleicht das erste radientragende Stammglied. Dass aber auch am Zwischenstück Radien vorkommen können, ist aus Günther's eben angeführter Abbildung zu ersehen. Vgl. Wiedersheim, Jen. Zeitschr. Bd. XIV. pag. 173 (Anm.) und Taf. VII Fig. 8.

[2] l. c. Holzschnitt auf pag. 532 und meine Fig. 1. Auch Bunge (l. c.

Günther unentschlossen aus. Ist seine obige Ansicht bezüglich des ersten radientragenden Gliedes der Stammreihe richtig, so. sagt er, ist das Zwischenstück (antibrachial cartilage bei den Selachiern nicht vertreten[1]. Wir haben es bereits nachgewiesen. dass wir es hier nur mit Differenzirungen der Stammreihe zu thun haben.

Darüber können schwerlich Zweifel entstehen, dass die Stammreihe dem Basale des Metapterygium der Selachier entspricht. Die hier vorhandene Gliederung kann selbstverständlich kein Einwand dagegen sein. obwohl es schwer ist, sich dieselbe bei Ceratodus zu erklären. Sie kommt bei einigen Selachiern nur am distalen Abschnitte des Basale vor. Denken wir uns aber diese Gliederung bei Ceratodus aus Anpassungsgründen an die Länge der Flosse entstanden, so müssen wir sie dann als etwas Sekundäres, Erworbenes ansehen. Auch die Entwicklungsgeschichte der Selachierflossen lehrt uns, dass jede Gliederung. sowohl der Radien als auch des Basale ein viel späterer Vorgang ist[2]. Da wir auch an der Muskulatur eine den einzelnen Segmenten der Stammreihe entsprechende Gliederung fanden, so gewinnt diese Ansicht an Wahrscheinlichkeit, obwohl immerhin noch einzuwenden ist, dass die physiologische Bedeutung dieser Gliederung eine nur äußerst minimale sein kann, dass ferner auch die Zwischensehnen der Stammmuskulatur in gar keiner näheren Beziehung zu den Segmenten der Stammreihe stehen. Es muss also diese Frage vorläufig als unentschieden dahingestellt bleiben.

Wenden wir uns zu den Radien, so sind wir im Zweifel, welche Radienreihe, die mediale oder laterale, den bei den Selachiern vorhandenen Radien entspricht. Die endgültige Antwort ist nur nach der Betrachtung der Muskeln und Nerven zu geben. Die Erörterung der bisherigen Meinungen der Forscher muss indessen schon hier angeführt werden. — Es ist vor Allem Bunge, der diesen Gegenstand. so weit derselbe unabhängig von den übrigen Organsystemen der

---

pag. 304) ist dieser Meinung: »Was die specielle Deutung dieses Stückes anbetrifft, in welchem Günther das Pro-, Meso- und Metapterygium Gegenbaur's wiedererkennen will, so dürfte dieselbe wohl bei der Bedeutung, die Gegenbaur diesen Bezeichnungen zugeschrieben wissen will, nicht aufrecht erhalten werden können.«

[1] l. c. pag. 532.

[2] S. Balfour, on the Development of the Skeleton of the Paired Fins of Elasmobranchii. Proceedings of the zool. Soc. of Lond. 1881 June 7. p. 656. Ders. A treatise on compar. Embr. Lond. 1881. 11, pag. 506 sq.

Flosse gelöst werden kann, erörtert hat[1]. Das Hauptobjekt dabei ist die Flosse von Protopterus (Rhinocryptis Peters), dessen Radien Gegenbaur als den lateralen des Ceratodus entsprechende gedeutet. Es erweist sich aber, dass bei einer Stellung der Flosse, »bei welcher ihre ventrale Fläche lateralwärts, ihr lateraler Rand dorsal gerichtet ist«, die Radienrudimente des Protopterus mit den medialen Radien des Ceratodus übereinstimmen. Es folgt also daraus, dass die medialen Radien des Ceratodus bei den Selachiern nur sporadisch im rudimentären Zustande vorkommen, dass sie bei Protopterus aber noch fortbestehen, wogegen bei diesem die bei den Selachiern entwickelte laterale Reihe des Ceratodus verloren gegangen ist[2].

Wenn so die ganze Aufmerksamkeit auf die Homologie der medialen und lateralen Radienreihen des Ceratodus mit den übrigen Fischen gerichtet war, ist die Frage nicht aufgeworfen worden, ob bei Ceratodus selbst nicht etwa eine dieser Reihen gegenüber der anderen als in Rückbildung begriffen angesehen werden könnte. Es ist nach den in dieser Arbeit gewonnenen Thatsachen sicher, dass die beiden Radienreihen des Ceratodus ungleich entwickelt sind. Die laterale besteht aus dicht an einander liegenden Radien, deren Anzahl doppelt so groß ist, als diejenige der medialen Reihe. Es ist somit das Skelet der Hinterflosse des Ceratodus keineswegs als ein dem Schema eines biserialen Archipterygium vollkommen entsprechendes zu erachten. Nicht nur die ungleiche Anzahl der Radien der beiden Seiten, sondern auch die Rückbildung der ganzen Flosse in proximo-distaler Richtung beweisen auf das klarste, dass wir es bereits hier mit einer Extremität zu thun haben, die modificirt ist und ferneren Umbildungen entgegengeht. Diese führen zu einer allmählichen Verkürzung der Flosse, und zu einer Rückbildung medialer Radien. Diese Zustände sind es aber, welche uns nach und nach zu der Extremität der Selachier hinüberleiten. — Zunächst muss aber die Frage gelöst werden: welche denn der beiden Radien-

---

[1] Über die Nachweisbarkeit etc. l. c. pag. 304.

[2] »In den Selachiern,« sagt Bunge (l. c. pag. 305—306), »ist eine Rückbildung auf Kosten der medialen Radien vor sich gegangen, während die lateralen sich in einigen Selachiern zur kolossalen Mächtigkeit ausgebildet haben; ja in einigen ist die Reduktion bis zum vollkommenen Schwund der medialen Radien fortgeschritten, so dass sie gleich den von ihnen ableitbaren Ganoiden und Teleostiern, wie Gegenbaur deutlich gezeigt hat, dem uniserialen Archipterygium untergeordnet werden können.« Vgl. d. Abbildungen auf Taf. IX Fig. XXI, XXII, XXIII.

reihen des Ceratodus, die ventrale oder die dorsale, den Radien der Selachier entspricht? Diese Frage führt uns unmittelbar zur Betrachtung der Muskulatur.

Ich werde mich nicht zu sehr in Einzelheiten einlassen und mehr im Großen die Muskeln des Ceratodus mit denjenigen der Haie zu homologisiren suchen. Es ist bereits hervorgehoben, dass die Muskulatur einer Flossenfläche des Ceratodus etwas Ganzes bildet, und Trennungen in einzelne Schichten und Muskeln nur mit äußerster Vorsicht vorzunehmen sind.

Was bei Ceratodus den beiden Flossenflächen gemeinsam ist, das Zerfallen der Muskeln in zwei Hauptschichten oder zwei große Kategorien der Muskelfasern, findet sich allgemein bei den Haien. Die oberflächliche Schicht der ventralen Flossenfläche nimmt bei allen Haien ihren Ursprung vom eigentlichen Becken und zwar vom hinteren Rande desselben. Es stoßen hier die beiderseitigen Schichten zusammen, und sind meistens durch ein Bindegewebsseptum von einander geschieden. Diese Schicht, also die oberflächliche ventrale der Haie, ist im Ceratodus durch die Stammmuskulatur der inneren, medialen Flossenfläche repräsentirt. Hier besteht, wie wir sahen, kein Septum mehr, die Fasern sind aber unter einander eng verwoben. Wie bei den Haien, so besteht auch hier eine tiefe Schicht, die gemeinsam mit der oberflächlichen vom Becken herkommt, sich aber bereits am Zwischenstück festheftet, von welchem die zweite distale Portion entspringt, die zu den Radien verläuft[1]. Die eigentliche Radialmuskulatur steht mit Ausnahme ihres proximalen Theiles hier in keiner Beziehung zum Skelet und entspringt also nicht vom Basale metapterygii, wie bei den Haien, sondern ist eng mit der oberflächlichen oder der Stammmuskulatur verwoben, von deren Inscriptionen sie ihren Ursprung nimmt. Es ist dieser Zustand bei Ceratodus als ein primitiver zu beurtheilen, denn wir sahen schon früher, dass das Ansetzen der Muskeln an das Skelet ein späterer Vorgang ist[2]. Es tritt dadurch eine schärfere Sonderung der Schichten unter sich ein, welche bei Ceratodus noch nicht stattgefunden hat. Es muss also die Radialmuskulatur sich von der Stammmuskulatur erst ablösen, um die bei den Haien vertretenen Zustände hervorzubringen. Dass die Radialmuskulatur hier, im Anschlusse an das doppeltgefiederte Skelet

[1] Vgl. Erster Theil. Holzschnitt auf pag. 458.

[2] Vgl. Erster Theil. pag. 476.

ebenfalls zweizeilig ist, war zu erwarten. Die Rückbildung der medialen Radienreihe spricht sich in der Muskulatur weniger aus, sie ist fast ganz eben so gut entwickelt, wie diejenige der lateralen Reihe.

Wenn wir aus der Betrachtung der medialen Muskulatur des Ceratodus Anknüpfungspunkte an die ventrale Flossenfläche der Selachier gewonnen haben, so wird die Analyse der Muskeln der äußeren Fläche des Ceratodus unsere Ansicht darin in so fern bestätigen, als wir sie ohne weitere Schwierigkeiten der dorsalen Muskulatur der Selachierflosse homologisiren können. Es tritt uns hier eine sehr charakteristische Muskulatur entgegen, nämlich der Fascienursprung der Stammmuskulatur (Stratum dorsale superficiale der Haie). Diese Schicht ist bei allen bisher untersuchten Fischen vertreten[1]. Sie verbindet sich mit der tiefen dorsalen Schicht der Haie, die sehnige Oberflächen trägt, bei Ceratodus dagegen mit der ersten Inscription der vom Becken herkommenden äußeren Stammmuskulatur. Der Beckenursprung der letzteren ist dagegen nur der tiefen dorsalen Schicht der Haie homolog[2]. Es besteht in beiden Fällen der Ursprung dieser Schicht vom vorderen lateralen, als Ilium zu deutenden Beckenfortsatze, und die Verbindung mit der von der Fascie kommenden Muskulatur. Auch bei Ceratodus sind in der Stammmuskulatur, wie bei den Selachiern an der tiefen dorsalen Schicht, Fasern zu unterscheiden, die vom Becken (Ilium) und vom Basale metapterygii ihren Ursprung nehmen (Zwischenstück des Ceratodus). Nur erstreckt sich hier der Beckenursprung viel weiter auf das eigentliche Becken — er geht, wie wir sahen, vom Iliumfortsatze sogar auf den hinteren Schenkel des Beckens über —), als es bei den Selachiern vorhanden war. Bedenken wir aber, dass das Becken bei den Selachiern, verglichen mit demjenigen des Ceratodus, bedeutend rückgebildet ist, so müssen wir eine gleiche Rückbildung auch für die Muskulatur annehmen, in Folge welcher der Ursprung der letzteren zurückgegangen ist. — Dass die der tiefen dorsalen Schicht der Haie homologe, vom Becken entspringende äußere Stammmuskulatur des Ceratodus in einzelne mehr oder weniger diskrete Muskeln zerfällt, ist jedenfalls als eine Differenzirung zu betrachten, welche im Zusammenhang mit der mächtigeren Entwick-

---

[1] Vgl. Erster Theil. Taf. XXIX Fig. 14, Taf. XXX Fig. 20 u. 24. Ferner: Zweiter Theil, Taf. XXIII Fig. 13.

[2] Vgl. Erster Theil. Taf. XXIX Fig. 15.

lung der Flosse steht. Wir finden bereits bei Chimaera, wo das Skelet auch mehr differenzirt ist als bei den Haien, ebenfalls solche Sonderungen der tiefen Schicht[1].

Eine Eigenthümlichkeit der Gliedmaßenmuskeln des Ceratodus besteht aber, erstens, in den den Gliedstücken der Stammreihe entsprechenden Inscriptionen, zweitens, in der doppelten Anordnung der Radialmuskeln. Über den ersten Punkt ist es schwer, sich bestimmt auszusprechen. Würde es mit Sicherheit nachzuweisen sein, dass die Gliedmaßenmuskeln von den ventralen Seitenmuskeln abstammen, dass sie nichts Specifisches vorstellen, so würden diese Inscriptionen jedenfalls als ein primitiver, von den Zwischensehnen der Seitenmuskeln herzuleitender Befund zu betrachten sein. Es ist indessen nach den bis jetzt bekannten Thatsachen wahrscheinlicher, dass die Inscriptionen, wie schon erwähnt, durch die Anpassung an die Gliederung der Stammreihe entstanden sind, zumal sie den Gliedstücken der letzteren genau entsprechen, und dann jedenfalls nichts mit den metamer angeordneten Zwischensehnen der Seitenmuskeln zu thun haben. Der innigere Zusammenhang aber, der bei Ceratodus zwischen den Gliedmaßenmuskeln und den Seitenmuskeln besteht, und der sich dadurch kundgiebt, dass Fasern der äußeren Stammmuskulatur direkt zu einer Inscription der Seitenmuskeln verlaufen, spricht dafür, dass die Beziehungen beider Muskelsysteme jedenfalls von einander in Abhängigkeit stehen können, dass in den Umbildungen der Gliedmaßenmuskeln, welche sie bei der Wanderung der Hinterextremität in proximo-distaler Richtung erfahren, Fasern der Seitenmuskeln sich in Gliedmaßenmuskeln umwandeln können. Die bei Ceratodus angetroffenen Inscriptionen haben sich auch bei den Selachiern an einigen Stellen gefunden[2], sind aber auch bei den Amphibien und Reptilien anzutreffen.

Wenn so die Muskeln des Ceratodus sich auf diejenigen der Haie zurückführen lassen, so bleibt die Frage zu beantworten, welche Vorgänge hätten stattfinden müssen, um die ganze bei Ceratodus angetroffene Anordnung zu einer Selachierflosse umzuwandeln? In erster Linie kommt hier also die Drehung der Gliedmaß ein Betracht. Wir sahen, dass die Muskeln der äußeren Flossenfläche des Ceratodus den dorsalen der Haie entsprechen, in Folge dessen nun die Drehung in umgekehrter als in der von Bunge und Gegenbaur

[1] Vgl. Erster Theil, pag. 473.

[2] Vgl. Erster Theil, Taf. XXIX Fig. 14 *It.*

angenommenen Richtung, d. h. nicht von außen nach innen, sondern von innen nach außen, stattgefunden hat. Die ventralen Radien des Ceratodus entsprechen also den äußeren der Haie. Die geringere Zahl dieser Radien bei Ceratodus ist durch ihre dem Körper näher gerückte Lage zu erklären. Die ventrale Flossenhälfte bedarf einer geringeren Stütze als die dorsale, welche letztere vermöge ihrer freieren Lage größere Exkursionen zu vollbringen hat, als die ventrale. Umgekehrt gewinnt die ventrale Radienreihe eine bedeutende Ausbildung bei den Haien, wo sie nach außen zu liegen kommt, und wo die ganze Stütze der Flossenbewegungen nunmehr ihr zukommt. Die bei Ceratodus mehr entwickelte dorsale Reihe kommt nun bei den Haien vermöge ihrer medialen, dem Körper angeschlossenen Lage, bis auf einige Rudimente an der Vordergliedmaße, zum vollständigen Schwunde.

Die nothwendige Annahme einer Drehung der Ceratodusflosse von innen nach außen, welcher Vorgang uns zu der Selachierflosse hinüberführt, wird auch durch die Befunde am Nervensystem unterstützt. Wir finden hier nämlich zum Unterschiede von den Selachiern, dass die aus dem Plexus hervorgehenden Nerven des Ceratodus direkt, d. h. ohne sich irgend wie um das Basale (resp. Zwischenstück) zu krümmen, zu den ihnen bestimmten Flossenflächen gelangen, in Folge dessen sie hier einen viel einfacheren Verlauf als bei den Haien haben. Bei den Selachiern winden sich die Äste der ventralen Flossenfläche um den inneren Rand des Basale[1], was auch bei Ceratodus stattfinden würde, wenn wir seine Gliedmaße uns in einer horizontalen Lage, ihre innere Fläche ventral gerichtet denken.

Im Nervensystem des Ceratodus erkennen wir aber den bei den Selachiern und Ganoiden aufgefundenen Typus[2]: einen Nervus collector, der als Sammelnerv die zu der Gliedmaße tretenden ventralen Äste verbindet. Die Anastomosen der direkt zur Gliedmaße verlaufenden, hinter dem Collector gelegenen ventralen Äste finden hier vor dem Zwischenstück statt, also nicht, wie bei den Haien, in der Gliedmaße selbst, — ein Befund, der sich an Chimaera anschließt, bei welcher die Anastomosen in Gestalt von feinen Ansae noch vor der Gliedmaße vorhanden sind. Es ist unzweifelhaft, dass wir es hier mit einer Einrichtung zu thun haben, die in der freien Lage der Ceratodusflosse ihre Erklärung findet.

---

[1] Vgl. Taf. XXIX Fig. 13 v^1—v^9 des ersten Theiles.

[2] Vgl. Erster Theil. Taf. XXXI.

Das Zwischenstück ist noch, wie wir sahen, dem Körper angeschlossen und kann allein der Sammelpunkt für die Nerven der Gliedmaße sein. Diese Einrichtung muss aber als eine primitive betrachtet werden, von welcher diejenige der Haie, wo die Anastomosen in der Gliedmaße selbst stattfinden, abgeleitet werden muss. Durch die Aufnahme des Basale in den Körper gewinnen die Nerven einen freieren Spielraum, die Entfernung der einzelnen ventralen Äste von einander wird größer, und auch der Plexus kommt in Folge dessen mehr distalwärts zu liegen. — Über die periphere Verästelung der Gliedmaßennerven lässt sich wenig hinzufügen. Sie ist wegen der Schwierigkeiten der Präparation zu wenig bekannt, um von ihr etwas Allgemeines, Wesentliches sagen zu können. Das Wichtigste besteht hier immer darin, dass die beiden Muskelgruppen, die der äußeren und inneren Flossenfläche, auch durch die Innervation streng von einander geschieden sind.

Dem Collector und den Anastomen der vor dem Ursprung desselben gelegenen ventralen Äste lege ich aber die gleiche Bedeutung zu, welche ich im ersten Theil meiner Untersuchungen ausgesprochen habe. Es ist befremdend, dass Balfour diese folgewichtigen Schlüsse dadurch zu beseitigen sucht, dass unsere Kenntnisse von der Entstehung der Plexusbildungen noch zu gering seien[1]. Indessen hat Gegenbaur in seiner Schrift »Zur Gliedmaßenfrage«[2] gerade darauf aufmerksam gemacht, dass durch diese Befunde und die Wanderung der Gliedmaßen, sich die Bildung und Entstehung der Plexusse erklären lässt. Auch können diese bei den Fischen aufgefundenen Thatsachen nicht außer Zusammenhang mit den anderen Wirbelthieren betrachtet werden. Nur vermöge der Vergleichung kann die von mir ihnen gegebene Deutung verstanden werden. Sie hat nichts Exklusives und schließt sich zahlreichen, den höheren Wirbelthieren entnommenen Thatsachen aufs engste an. Durch die Arbeiten von Gegenbaur, Fürbringer, Rosenberg, Solger etc. ist das gegenseitige Verhältnis der Muskeln und Nerven hinlänglich klar erleuchtet worden, und wir wissen bereits, dass die Nerven konservativer Natur sind, dass sie den Umbildungen und Lageveränderungen der Gliedmaßen nur nach und nach folgen. Demnach ist meine

[1] »In any case our knowledge of the nature and origin nervous plexuses is for too imperfect to found upon their characters such conclusions as those of Davidoff.« Proc. zool. Soc. 1881, P. 111, pag. 661.

[2] Morph. Jahrb. V. pag. 525.

Erklärung des Nervus collector eine durchaus nicht erzwungene, nicht einmal eine neue, und steht in vollkommener Harmonie mit den bekannten Thatsachen und Eigenschaften der Nerven überhaupt. Die Anastomosen des Nervus collector sind, wie Wiedersheim vortrefflich sagt, »gewissermaßen die Etappenstraße, die der Extremitätengürtel, und hier speciell der Beckengürtel, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zurückgelegt hat. — — — Wo seit der Wanderung der Extremität schon sehr lange Zeit verstrichen ist, wird der Connex mit den am meisten nach vorn gelegenen Spinalnerven allmählich aufgegeben, und der Nervus collector löst sich ab, während er mit seinem Hinterende in das Bereich neuer Spinalelemente eintritt«[1]. Wir haben auch bei Ceratodus Grund zu einer Vermuthung einer Wanderung der Hintergliedmaße nach hinten, wodurch sich Ceratodus an die Selachier und Knorpelganoiden eng anschließen würde. Darin aber, dass die Hintergliedmaße des Ceratodus, wie wir vermuthen können, weiter vorn liegt als diejenige der Haie, wofür auch ihre größere Entfernung von der Afteröffnung spricht, und dennoch eine Verschiebung nach hinten erkennen lässt, liegt ein primitiver Charakter derselben. Es muss also bei den Haien eine noch weiter gehende Verschiebung der Hintergliedmaße, als es bei dem Ceratodus der Fall, angenommen werden, wodurch dieselbe unmittelbar an die Afteröffnung zu liegen kommt und ihre eigenthümlichen Beziehungen zum Geschlechtsapparate zu gewinnen vermag.

Die Verschiebung des Ceratodus-Beckens deutet aber darauf hin, dass es von Gebilden herkommt, welche ursprünglich weiter proximal gelegen waren.

Bei den höheren Fischen ist die Wanderung nach hinten nicht mehr zu konstatiren. Es bestehen im Gegentheil Beweise für eine solche nach vorn. Diese Thatsachen stehen aber in keinem Widerspruch mit den Erwartungen, auf welche uns die Annahme einer Abstammung der Gliedmaßen von den Kiemenbogen führt: stets liegt die Hintergliedmaße im Bereiche der Leibeshöhle, und die Reduktion der letzteren bei den Teleostiern, Amphibien etc. führt zu einer Bewegung des Beckens nach vorn. Es kann somit eine Verschiebung der Hintergliedmaße nach hinten nur noch da nachgewiesen werden, wo die Leibeshöhle ihre maximale Ausdehnung besitzt. Es ist die Lageveränderung des Beckens keine willkürliche und ist nur im Zusammenhang mit anderen Vorgängen im Organis-

[1] Lehrb. d. vgl. Anat. Jena 1882. pag. 324.

mus zu betrachten. Rautenfeld[1] ist gewiss im Irrthum, wenn er sagt, dass »wenn wir nämlich — — — uns das Skelet der hinteren Gliedmaßen der Teleostier Hecht aus demjenigen der Knorpelganoiden, und ferner letzteres aus dem der Selachier entstanden denken, so müssen wir, von der Kiemenbogentheorie ausgehend, erwarten, die hinteren Extremitäten der Selachier weiter proximal, als diejenigen der Knorpelganoiden, und die hinteren Extremitäten der Teleostier am meisten distal gelegen anzutreffen«[2]. Denken wir uns den von Rautenfeld postulirten Vorgang noch weiter ausgedehnt, so müssten die höheren Wirbelthiere eine am meisten distal liegende Hinterextremität haben, welche aber aus dem Bereiche der Leibeshöhle treten und dem Thiere von gar keinem Nutzen sein würde. In einen ähnlichen Irrthum verfällt auch Claus, wenn er bei den Perennibranchiaten die Wanderung der Hintergliedmaße in distaler Richtung annimmt, eine Wanderung, welche schließlich zu solchen Formen führen soll, wie Siren, bei welcher die hintere Gliedmaße gar nicht vorhanden ist[3]. So lange keine sicheren ontogenetischen Beweise für die Wanderung des Beckens, sei es nach vorn oder nach hinten, vorliegen, ist es einzig und allein das Nervensystem, welches hier Aufschlüsse zu geben vermag. Durch die Befunde an demselben bei den niederen Fischen und durch die gegebene Erklärung wird die Annahme der Herkunft der Gliedmaßen von den Kiemenbogen unterstützt. Auch hat Wiedersheim vollkommen Recht, wenn er in dem von ihm entdeckten Befunde, dass nämlich die Vordergliedmaße des Protopterus Vaguselemente enthält und eine funktionirende Kieme trägt, eine Stütze für die erwähnte Gegenbaur'sche Hypothese findet[4]. Um so merkwürdiger ist es daher, dass der rudimentäre Zustand des Beckens der meisten Fische ihn in seinen Folgerungen stört und er in Bezug auf die Hintergliedmaße sich mehr zu der Thacher-Mivart-Balfour-schen Hypothese hinneigt. »Wir treffen nämlich den Beckengürtel, sagt Wiedersheim, »den wir uns von seinem Locus nascendi

[1] Morphologische Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.

[2] l. c. pag. 44—45.

[3] Beiträge zur vgl. Osteologie der Vertebraten. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. LXXIV. 1. Abth. Dec. Jahrg. 1876.

[4] »Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels.« Vortrag, gehalten im medic. Referatklub zu Freiburg i. B. am 11. Nov. 1879.

nach Gegenbaur mehr oder weniger weit nach rückwärts denken müssen, gerade bei solchen Thieren, wo wir die ursprünglichsten Verhältnisse anzutreffen erwarten könnten, wie bei Ganoiden, Dipnoërn und Selachiern gerade am rudimentärsten und der vorauszusetzenden Form eines Kiemenbogens am allerunähnlichsten. Wenn nun Gegenbaur,« fährt er weiter fort, »diesen Einwand dadurch zu entkräften sucht, dass er alle jene Beckenformen für rückgebildet erklärt, so ist durchaus nicht einzusehen, warum gerade der central gelegene, also der den äußeren Einflüssen nur wenig oder gar nicht exponirte Theil des Beckengürtels eine solch bedeutende Reduktion erfahren haben soll[1].« Wenn es eine ausgemachte Thatsache ist, dass die peripheren, der Außenwelt am meisten ausgesetzten Theile einer etwaigen Rückbildung eines Organes vorangehen, so ist doch hiermit gar nicht gesagt, dass solche Umbildungen ohne Einfluss auf die mehr central gelegenen Theile bleiben. Am konservativsten verhält sich darin das Nervensystem. Was aber das Skeletsystem belangt, so steht dasselbe in innigster Beziehung zur Muskulatur. Wird letztere rudimentär, so hält gleichen Schritt mit ihr auch der derselben ursprünglich zum Ursprung dienende Skelettheil. Ich kann mir nicht vorstellen, dass bei dem rückgebildeten Zustande einer Selachier-Hinterflosse ein großes ausgebildetes Ilium vorhanden wäre. Es wäre ja ganz ohne Bedeutung, und müsste also entweder ganz verschwinden oder in sehr rückgebildetem Zustande noch vorkommen, was beim Ilium auch der Fall ist.

Es ist nicht aus dem Auge zu lassen, dass ein Kiemenbogen, indem er sich zu einem Gliedmaßenbogen umwandelt, eine andere Funktion übernimmt. War er früher als kiementragender Skelettheil in seinem ganzen Umfange nöthig, so genügte nur ein kleinerer Theil desselben, um seine Aufgabe als Gliedmaßenbogen zu erfüllen. Wenn der Schultergürtel intakt bleibt, so erklärt sich dieser Befund durch die Größe der Vordergliedmaße, durch den Ansatz an denselben fast sämmtlicher Seitenmuskeln, denen er als Stütze dient, durch seine die Kiemenhöhle schützende Lage und endlich durch die Beziehungen zum Schädel und zur Muskulatur des visceralen Theiles derselben. Wir sehen also, dass dem Schultergürtel manche Aufgabe zufällt, welche nicht in unmittelbarer Beziehung zu seiner Funktion als Gliedmaßenbogen steht. Alle diese Beziehungen fallen beim Beckengür-

[1] Wiedersheim, Lehrb. d. vgl. Anat. pag. 161—162.

tel zum Theil ganz weg, zum Theil fallen sie aber nur dem ventralen Abschnitte desselben zu, wie z. B. der Hauptansatz der ventralen Seitenmuskeln und der Ursprung der meisten Extremitätenmuskeln. Außerdem verändert sich die Funktion der Flosse, welche nunmehr, wie es bei den Selachiern der Fall ist, nur zur wagerechten Stellung der Flosse dienen kann; die Entwicklung ihrer Muskulatur wird also dem entsprechend auch geringer. Was ist also natürlicher, dass der dorsale Abschnitt des ursprünglichen Kiemenbogens sich unter solchen Umständen ebenfalls rückbildet. Gerade die Entstehung des Gliedmaßengürtels bildet aber einen recht dunkeln Punkt in der THACHER-MIVART'schen Theorie. Dafür, dass der Gliedmaßenbogen aus der Concrescenz proximaler Radienabschnitte entsteht, spricht aber keine einzige bis jetzt bekannte Thatsache. Da aber, wo die Entstehung des sämmtlichen Hintergliedmaßenskelets aus diskreten Knorpelstäben erfolgt, wie es RAUTENFELD bei Acipenser Ruthenus nachwies, — ein Fall, der für die Richtigkeit der THACHER-MIVART'schen Theorie sprechen würde, — existirt nach dem erwähnten Autor kein Becken, also kein Gliedmaßenbogen. Alle bis jetzt gemachten zur Lösung des Gliedmaßenproblems angestellten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Anlage des Gliedmaßenbogens zu gleicher Zeit mit den übrigen Theilen sich bildet, dass sie ferner stets aus einem homogenen Stück hervorgeht. So verhält es sich nach BALFOUR und 'SWIRSKI bei Scyllium, nach RAUTENFELD und 'SWIRSKI[1] beim Hechte. So ist also die Entstehung des Gliedmaßengürtels nach der THACHER-MIVART'schen Theorie eine unklare, erzwungene, durch keine Thatsache unterstützte Hypothese. Dasselbe gilt auch von der Ansicht BALFOUR's, »der das Becken als auf niedriger Entwicklungsstufe stehen bleibend auffassen gelehrt hat«[2]. Wir können doch nicht umhin, die beiden paarigen Gliedmaßen für homodyname Gebilde zu halten, ihre ursprüngliche Gleichartigkeit einzusehen, und sie in gegenseitige Beziehungen zu bringen. Die eine, die hintere, macht eine Wanderung nach hinten durch, ihre Funktion ändert sich, sie bildet sich um, muss also von der vorderen abgeleitet werden. Darüber aber, dass die Hintergliedmaße der Fische, verglichen mit der vorderen funktionell in Rückbildung begriffen ist, darüber, sage ich, kann gar kein Zweifel bestehen, und

[1] Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechts. Diss. Inaug. Dorpat 1880.

[2] Vgl. WIEDERSHEIM, Vgl. Anat. pag. 162.

nur bei Ceratodus treffen wir eine Hinterextremität, die in allen Beziehungen der vorderen näher steht, als diejenige sämmtlicher anderer Fische.

Aus diesen Erörterungen kann man ersehen, wie es unzulässig ist, von der Hintergliedmaße die Entstehung der Gliedmaßen überhaupt abzuleiten. »Es ist das Hintergliedmaßenskelet der Knorpelganoiden eine reducirte Form,« sagt Rautenfeld [1] ganz richtig, »und indem Thacher und Mivart für die Entscheidung der Frage nach der Urform des Gliedmaßenskelets die Verhältnisse desselben zu verwerthen suchten, benutzten sie ein Material, das für die Entscheidung dieser Frage nicht maßgebend sein kann«, worauf bereits ich im ersten Theile meiner Untersuchungen aufmerksam gemacht habe [2]. Jedoch ist Rautenfeld selbst nicht frei von dem Thacher-Mivart-schen Fehler. Er sucht selbst nach Homologien im Bauchflossenskelet des Hechtes und des Sterlet, und glaubt eine verkürzte Ontogenie bei der Gliedmaße des Hechtes annehmen zu müssen, um die einheitliche Anlage der Knorpelplatte des letzteren zu erklären [3]. Um wie Vieles natürlicher leitet sich die Hechtflosse durch Vermittlung des Polypterus von den Selachiern ab. Wie ich im zweiten Theile meiner Untersuchungen bewiesen zu haben glaube, haben die Knochenfische nichts mit den Knorpelganoiden, die eine Seitenrichtung eingeschlagen haben, zu thun. Eine »verkürzte Ontogenie« aber ist, meiner Ansicht nach, viel eher bei den Sturionen, als bei dem Hechte, anzunehmen. Jedoch kann, in solchen Fällen, die Entwicklungsgeschichte nur mit äußerster Vorsicht verfahren und nur da maßgebend sein, wo wirklich primitive Formen der Untersuchung zu Grunde liegen. Es muss nicht vergessen werden, dass die Entwicklung eines Organismus oder eines Organs fast eben so großen Veränderungen unterworfen ist, wie diejenige des erwachsenen Thieres selbst. Die ererbten, aus Anpassungen hervorgegangenen Umbildungen haben auf die Entwicklung einen eminenten Einfluss, wesshalb es eines außerordentlichen Scharfblickes bedarf, um das Wesentliche aus der Entwicklung herauszugreifen. Bei der so rückgebildeten und umgebildeten Hinterflosse, wie diejenige der Knorpelganoiden, muss jedenfalls auch die Entwicklung derselben beträchtliche Modificirungen erlitten haben. Ich bin desshalb geneigt, meine Ansicht über die Natur der Sturionenflosse bis auf Weiteres nicht aufzugeben und in den medialen Radiensegmenten des Polyodon Gliedstücke des

[1] l. c. pag. 45. [2] pag. 513. [3] pag. 44.

Selachierbeckens zu sehen. Dafür scheinen mir doch wichtige Thatsachen zu sprechen, welche nicht ohne Weiteres ignorirt werden dürfen. Hier kommen vor Allem die Nervenkanäle in Betracht, welche, wenn auch sekundärer Natur, doch immerhin, durch ihr so konstantes Auftreten, eine Beachtung verdienen. Sie kommen bekanntlich stets im eigentlichen Gliedmaßenbogen vor, sei es am Schultergürtel oder am Beckengürtel, und der erste resp. vorderste Kanal dient am Becken immer dem Nervus collector zum Durchtritte. Niemals kommen solche Löcher am Basale metapterygii vor oder in anderen mehr peripher gelagerten Flossentheilen. Hat doch Gegenbaur die Wichtigkeit dieser Löcher erkannt, und sie als einen Beweis für die Richtigkeit seiner Behauptungen angeführt.

Vermöge ihrer Feinheit lassen sich diese Kanäle zuweilen sehr schwer nachweisen, und nur durch die sorgfältigste Präparation der bezüglichen Nerven können sie dem Beobachter nicht entgehen. Ich will damit durchaus nicht gesagt haben, dass diese Nervenkanäle überall vorhanden sein müssen, und in denjenigen Fällen, wo das Fehlen eines solchen Kanals angegeben wird, er dem Beobachter entgangen sei, — wir haben ja gerade bei Ceratodus einen Fall, wo ein solcher Kanal im Becken nicht vorkommt, — nur ist mir der Umstand wichtig, dass da, wo solche Nervenlöcher vorkommen, sie immer im eigentlichen Gliedmaßenbogen auftreten. Ferner ist ein nicht außer Acht zu lassendes Kriterium für den ventralen Abschnitt des Gliedmaßenbogens resp. des Beckens, das Vorhandensein eines dorsalen, dem Ilium der höheren Vertebraten entsprechenden Fortsatzes, der bei sämmtlichen ein entwickeltes Becken besitzenden Fischen wohl entwickelt ist und gewissen Gliedmaßenmuskeln zum Ursprunge dient (der tieferen dorsalen Schicht). Auch ist der Ansatz der ventralen Seitenmuskeln für das Becken von Bedeutung, und eben so auch der Ursprung der bezüglichen Flossenmuskulatur.

Bedenkt man, dass das Skelet, als feste Grundlage der Gliedmaße, in enger Beziehung zu den übrigen Organsystemen derselben steht, so geht daraus hervor, dass dasselbe auch nicht ohne Zusammenhang mit denselben betrachtet und beurtheilt werden darf. Wesshalb z. B. Wiedersheim[1] das Skelet der Knorpelganoiden für ein Metapterygium hält, bleibt unklar, da es, mit eben so großem Rechte, auch als das Propterygium angesehen werden kann, wie es Rautenfeld thut. Nur wenn auch die anderen wichtigen Flossentheile

[1] Über das Becken der Fische. Morph. Jahrb. Bd. VII pag. 326 u. 327.

berücksichtigt werden, gewinnt die Beurtheilung des Skelets, welche ja in diesem Fall, d. h. bei den Ganoiden, eine sehr schwierige ist, eine feste Basis.

Die wichtigste Instanz aber gegen meine Auffassung der Ganoidenflosse, ist die von Rautenfeld am Sterlet gemachte Beobachtung, dass nämlich das ganze Flossenskelet, also auch der von mir als Becken gedeutete Abschnitt, bei diesem Fisch aus gesonderten Knorpelstäben durch Verwachsung ihrer medialen Glieder entsteht. Wenn Rautenfeld selbst zugiebt, dass »das Gliedmaßenskelet der Knorpelganoiden .... nicht maßgebend sein kann .... für die Entscheidung der Frage nach der Urform des Gliedmaßenskelets«, so bezieht sich ja dieser Satz ganz mit demselben Rechte auch auf die Entwicklungsgeschichte dieser Formen. Ist die Gliedmaße selbst so modificirt und rückgebildet, so kann selbstverständlich auch die Entwicklung derselben keinen primitiven Charakter mehr haben. — Die Anlage der Sterlethintergliedmaße aus gesonderten Stäben erkläre ich mir wie folgt, schicke aber gleich voraus, dass diese Erklärungsweise eine nur relative Geltung haben kann, so lange wir durch zahlreiche, sowohl entwicklungsgeschichtliche als auch vergleichend-anatomische Arbeiten, nicht die nöthige Klarheit über die Natur der Gliedmaßen überhaupt gewonnen haben werden.

Denken wir uns, durch eine Verbreiterung der Gliedmaße von vorn nach hinten, die aus homogenem Mesodermgewebe hervorgehende Segmentirung der Scylliumflosse noch weitergehend, so dass das Becken auch mit daran Theil nähme, so hätten wir eine Urflosse der Sturionen erhalten. Tritt sodann eine Rückbildung der Flosse in proximo-distaler Richtung ein, so entstehen Concrescenzen, sowohl der Radien als auch der Beckensegmente. (Warum wir bei den Sturionen ein Becken anzunehmen genöthigt sind, ist oben aus einander gesetzt worden.) Die Entwicklung der Sturionenflosse hat sich aber so weit zusammengezogen, dass das Stadium einer zusammenhängenden Anlage mit einer später erfolgenden Gliederung übersprungen wird. — es ist also eine hypogenetische Entwicklungsform. Nun gebe ich aber gern zu, dass dadurch meine frühere Ansicht über Polyodon modificirt erscheint. Es offenbart diese Form darin ihren (den anderen Ganoiden gegenüber) primitiveren Charakter, dass sie eine größere Anzahl von gesonderten Stäben besitzt, ein Umstand, auf welchen bereits Bunge[1] auf-

[1] Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels der

merksam gemacht hat. Es ist aber nicht zu vergessen, dass die Flosse von Polyodon sich dadurch weit von den übrigen Ganoiden entfernt, dass sie sich ihrer Ausdehnung angepasst und für die Muskulatur ganz besondere accessorische Fortsätze entwickelt hat, während bei den anderen Ganoiden die Zusammenziehung bereits mehr oder weniger erfolgt ist. In anderer Hinsicht hat wiederum Scaphirhynchus den primitiven Charakter, dass bei ihm eine mediane Verbindung beider Gliedmaßenhälften beobachtet wurde. Rautenfeld hat bei keinem von ihm untersuchten Exemplare dieselbe gefunden, und ich habe daher Grund zu vermuthen, dass ich an einem jungen Individuum gearbeitet habe, worauf auch die Kleinheit des Skelets meines Exemplars, gegenüber demjenigen Rautenfeld's hindeutet.

Um nun auf den Ceratodus zurückzukommen und die wichtigsten Ergebnisse zusammenzufassen, ist zuerst, in Bezug auf die Archipterygiumtheorie, hervorzuheben, dass, wie auch zu erwarten war, bei demjenigen Thiere, bei welchem die Gliedmaßen der Urform, einem biserialen Archipterygium am nächsten stehen, die beiden Gliedmaßen auch am ähnlichsten, sowohl in funktioneller, als auch in morphologischer Beziehung sind. Ferner ist die Thatsache zu konstatiren, dass nicht die dorsale Radienreihe des Ceratodus den bei den Haien vorhandenen Radien entspricht, sondern die ventrale, so dass also, um aus der Ceratodusflosse diejenige der Haie zu konstruiren, eine Drehung derselben von innen nach außen angenommen werden muss. Dadurch ist aber klar, dass diejenige Radienreihe bei den Haien zu Grunde geht, welche median, also dem Körper angeschlossen liegt; und dieser Vorgang findet bereits bei Ceratodus statt, bei welchem die ventrale Reihe um die Hälfte weniger Radien enthält, als die dorsale. Ich erinnere ferner an die bei Ceratodus vor sich gehende Rückbildung der Flosse in proximo-distaler Richtung, welche Rückbildung durch das Flossenskelet und die nur bis zur Hälfte desselben reichende Muskulatur bewiesen wird. Diese Rückbildung deutet erstens darauf hin, dass die Flosse früher weiter ausgedehnt war, und leitet uns andererseits zu den rückgebildeten Flossen der Haie über. In der Muskulatur finden wir den primitiven Charakter in ihrem innigeren Zusammenhang mit den Seitenmuskeln und in der geringen Sonderung derselben in ein-

---

Amphibien, Reptilien und Vögel. Diss. Inaug. Dorpat 1880. pag. 10 — 12. Anm.

zelne diskrete Muskeln ausgedrückt. Die an der Stammmuskulatur vorhandenen Inscriptionen sind nicht metamerer Natur, und sind wahrscheinlich durch Anpassungen an die Gliederung der Stammreihe entstanden. Was das Nervensystem betrifft, so deutet dasselbe, wie bei den Haien, auf eine Wanderung der hinteren Gliedmaße nach hinten, und zeigt überhaupt Zustände, von welchen sich diejenigen der Haie, auch in Bezug auf den, sich hier vor der Gliedmaße findenden Plexus, ableiten lassen. Das Endergebnis aber besteht darin, dass von der Ceratodus-Extremität sich diejenige der Haie ohne Schwierigkeiten ableiten lässt. Dass aber diese Möglichkeit mit dem Vorhandensein einer dem biserialen Archipterygium am nächsten stehenden Flosse zusammentrifft, ist ein schwer in die Wagschale fallender Beweis für die Richtigkeit dieser Theorie.

Zum Schluss will ich noch einige Worte über Balfour's[1] die Archipterygiumtheorie betreffende Aussage hinzufügen. Er behauptet nämlich, dass, nach seinen Untersuchungen an Scylliumembryonen, bei welchen es sich herausstellte, dass eine zweite Radienreihe hier nicht nur nicht vorkommt, sondern, in Folge der dem Körper sich anschließenden Lage des »Basipterygium«, auch nicht vorkommen kann, es ihm plausibler erscheint, die Urform der Gliedmaßen als eine uniseriale anzunehmen, wie es Gegenbaur bereits früher gethan hat. Ich kann durchaus nicht einsehen, warum die von der Urform herstammende zweite Radienreihe in dem Entwicklungsgang des Scyllium vorkommen soll. Das Nichtvorkommen der fraglichen Reihe bei Scyllium kann jedenfalls nicht die Ursache sein, wesshalb wir zu einer uniserialen Gliedmaßen-Urform greifen und dabei von einer nun einmal vorhandenen biserialen Flosse des Ceratodus absehen sollen. Wie sind denn die bei so vielen Selachiern nachgewiesenen Radien der zweiten Reihe zu verstehen? Sind es nur willkürlich, sporadisch auftretende Gebilde, die bei einem Thier zum Theil vorhanden sind, bei dem anderen gar nicht, bei Ceratodus aber in schönster Ausbildung konstant auftreten. Die vergleichende Anatomie lehrt uns aber die Bedeutung solcher Gebilde zu verstehen, indem sie sie alle in Zusammenhang bringt.

[1] On the Develop. of the Skeleton etc.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. VIII u. IX.

Die Figuren sind sämmtlich dem FÜRBRINGER'schen Exemplar entnommen und sind in natürlicher Größe.

Fig. 1. Skelet der hinteren Gliedmaße. Rechte Seite. Ventrale resp. äußere Ansicht.

B Becken (Beckenplatte). *Pim* Processus impar. *PI* Processus iliacus (vorderer paariger Beckenfortsatz). *Gf* Gelenkfortsatz des Beckens (hinterer paariger Fortsatz, Beckenschenkel). *Pe* lateraler Höcker desselben. *Cr* Crista an demselben. *Zst* Zwischenstück. *x* lateraler, *y* medialer Höcker desselben. *Str*[1] erstes Glied, *6* sechstes Glied, der radientragenden Stammreihe der Flosse. *Str* Stammreihe. *Rl* laterale resp. dorsale, *Rm* mediale, resp. ventrale Radienreihe.

Fig. 2. Skelet des Beckens und des Zwischenstückes. Rechte Hälfte, dorsale Ansicht.

Z dorsaler resp. ventraler Fortsatz des Zwischenstückes.
Die übrigen Buchstaben wie in der vorigen Figur.

Fig. 3. Ansicht der äußeren Flossenmuskeln. Die Fascia externa ist z. Th. abgezogen. Ihre dünne das Becken überziehende Lamelle ist erhalten.

Fsex Fascia externa. *Fsc* ihre Beckenlamelle. *Mc* Myocomma der ventralen Seitenmuskeln. *Ins* Inscriptio tendinea derselben. *Sdp* Beckenursprung der äußeren Stammmuskulatur (dem Stratum profundum dorsale der Haie homolog). *Sds* Fascienursprung der äußeren Stammmuskulatur (dem Strat. dors. superfic. der Haie homolog). *Stmi* Ursprungstheil der inneren Stammmuskulatur (vgl. Fig. 4). *Inst* erste Zwischensehne der äußeren Stammmuskulatur. *Stma* äußere Stammmuskulatur (Flossentheil derselben). *Ab* ein sich ablösender Zipfel der Stammmuskulatur. *Rdma* äußere Radialmuskulatur. *Rdms* vom Zwischenstück entspringender dorsaler Theil derselben, *Rdmv* ventraler. *6* sechstes Glied der Stammreihe der Flosse. *Sfl* sekundäres Flossenskelet (Hornfäden). *Af* Afteröffnung. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

Fig. 4. Ansicht der inneren Muskellage. Rechte Hälfte.

Fsin Ansatz der Fascia interna der Seitenmuskeln. Die mit roth-punktirten Linien umfassten Stellen bedeuten: *Ism* die Ansatzstelle der Seitenmuskeln an das Becken. *Usdp*[II] Ursprung des Muskels *Sdp*[II] der Fig. 5. *Stmi* innere Stammmuskulatur. *Rdmi* innere Radialmuskulatur. Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 5. Ansicht der tieferen Muskeln der äußeren Stammmuskulatur. Rechte Seite. Die Flosse ist nach innen gedreht. Die Ursprungsportionen der äußeren Stammmuskulatur sind entfernt.

Sdp^{I} erster, *Sdp*^{II} zweiter Muskel der tieferen Lage. *Asds* Ansatztheil des Muskels *Sds*. *Fsin* Fascia interna der Seitenmuskeln. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1 und 3.

Fig. 6. Dient zur Erläuterung der Ursprünge und Ansätze der Muskeln der äußeren Flossenfläche.

Usdp^{I} Ursprung des Muskels *Sdp*^{I} (Fig. 5). *Asdp*^{I} Ansatz desselben. *Usdp*. Beckenursprung der äußeren Stammmuskulatur. *Ustmi* Ursprung der inneren Stammmuskulatur. *Asm* Ansatz der Seitenmuskeln. *Asdp*^{II} Ansatz des Muskels *Sdp*^{II} (Fig. 4). *Atst* Ansatz tieferer Fasern der zur Flosse hinziehenden Stammmuskulatur. *Rdms* Ursprung proximaler sich am *Amrd* und *Alrd* ansetzenden Radialmuskelfasern. Die übrigen Buchstaben wie Fig. 1.

Fig. 7. Gliedmaßennerven und ihre peripherische Verästelung auf der inneren Flossenfläche der linken Seite.

1—12 Zahl der Gliedmaßennerven. *19?* muthmaßliche Reihenzahl des ersten ventralen, zur Gliedmaße in Beziehung stehenden Spinalnerven. *C* Collector. *ac* Verbindungsästchen desselben zum 9. Gliedmaßennerv. *al* sein laterales Ästchen. *ns* Fädchen zur Seitenmuskulatur (?). *Cv*^{I}, *9v*^{I}, *10v*^{I}, *11v*^{I} Äste der bezüglichen Nerven zum ersten aus dem Plexus hervorgehenden Endast. d^1, d^2, d^3 Äste zur äußeren Flossenfläche. v^1, v^2, v^3 Äste zur inneren Flossenfläche. a^{12} Verbindungsast des 12. Gliedmaßennerven. Die Bezeichnung des Skelets wie früher.

Verlag v. Veit & Comp. in Leipzig

Lith. Anst. v. Th. Fischer in Cassel

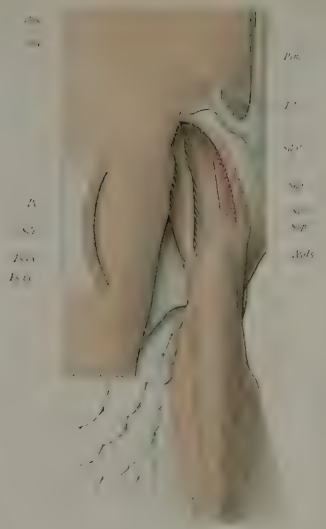


Fig. 5

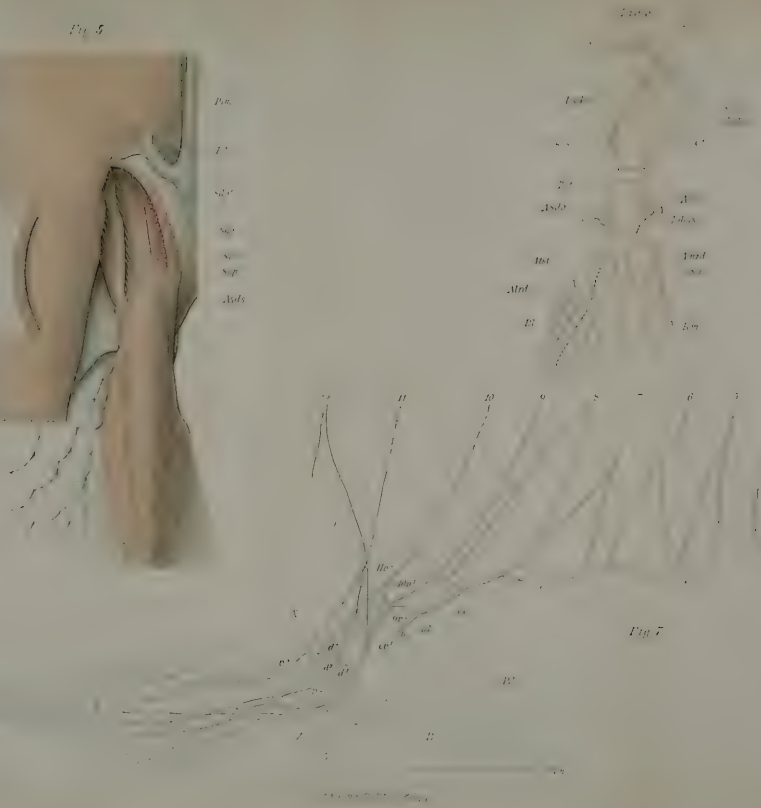


Fig. 7

Kleinere Mittheilungen.

Über ein anatomisches Unterscheidungsmerkmal zwischen Haushund und Wolf.

Von

Prof. Dr. H. Landois.

Seit Linné bis auf Darwin haben sich die Zoologen vergebens bemüht, scharfe Diagnosen für den Haushund und den Wolf festzustellen. Canis familiaris: Cauda sinistrorsum recurva und Canis Lupus: Cauda incurva, so lauten die Speciesdiagnosen im Lapidarstile bei Linné in der Fauna Suecica, editio altera, Stockholmiae 1761, und bis auf die neueste Zeit sind charakteristischere Merkmale nicht erbracht worden. Die Linné'sche Charakteristik für den Haushund ist obendrein noch nicht einmal durchgreifend richtig; denn wenn auch die meisten Hunde den Schwanz aufwärts nach links zurückgekrümmt tragen, so giebt es doch auch eine große Menge Hunde, deren Schwanzende nach rechts umgekrümmt getragen wird, wovon man sich täglich durch den Augenschein überzeugen kann. Auch hängt beim Wolfe der Schwanz nicht stets herab, wie es die Linné'sche Diagnose verlangt. Die Wölfe unseres zoologischen Gartens tragen bei freudiger Stimmung den Schwanz stets wenigstens wagerecht, wobei die Spitze ebenfalls etwas nach oben und vorn gebogen wird, ganz ähnlich wie beim Hunde.

Am eingehendsten scheint wohl Blasius das Skelet dieser beiden Arten untersucht zu haben, um vielleicht ein charakteristisches Merkmal für die eine oder andere Species zu finden. Er fasst die Ergebnisse seines langjährigen Studiums in seiner Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands, Braunschweig 1857, pag. 187 wie nachstehend kurz zusammen: »Der Hund ist nach seinem Skelet, nach Schädel und Gebiss ein Wolf; doch ist es nach Schädel und Gebiss weder möglich, ihn mit irgend einer wild vorkommenden Wolfsart zu vereinigen, noch von den bekannten Wolfsarten scharf zu trennen. Unsere europäischen Hunde schwanken in ihren Schädeleigenthümlichkeiten zwischen denen des Wolfs und des Schakals, doch so, dass sich die Charaktere mannigfaltig kreuzen, verbinden und abändern. Die Nasenbeine erstrecken sich meist etwas weiter in die Stirn hinein vor als die Oberkieferbeine; doch kenne ich keine Schädel, die hierin das Maß des Wolfes erreichen. Alle stehen dem Schakal näher und ich habe kräftige Hundeschädel gesehen, bei denen beide Schädelknochen gleich weit nach hinten in die Stirn hinein vortreten, sich also dem

Schädel des Fuchses nähern, ohne ihn zu erreichen. Die Stirnbeine legen sich bei starken Schädeln, wie beim Wolfe, nicht so weit, als die Zwischenkiefer, an die Nasenbeine an; bei schwächeren Schädeln habe ich auch das Umgekehrte gesehen, wie beim Schakal. Der Oberkiefer erweitert sich bei kurzen, gedrungenen Schädeln, wie beim Wolfe, vor dem letzten Lückenzahne stärker, so dass dieser Zahn ganz schief zu stehen kommt, gleichviel ob der Hund groß oder klein ist; bei langgestreckten Schädeln ist diese Erweiterung schwach und gleichmäßig, wie beim Schakal, so dass dieser Lückenzahn in seiner Richtung wenig vom vorhergehenden abweicht, gleichviel ob der Schädel klein ist, oder die Stärke des Wolfsschädels erreicht. Die Vorderzähne haben Seitenlappen wie bei den übrigen Wolfsarten; doch sind diese ohne Ausnahme schwächer, als beim Wolfe, und nähern sich denen des Schakals. Die oberen Höckerzähne stimmen am meisten mit denen des Schakals überein, indem die äußere Hälfte sich nicht sehr stark über die innere erhebt. Doch wie auch der Schädel wechselt zwischen dem des Wolfes und Schakals, sogar entfernt an den des Fuchses erinnert, er hält auch etwas Eigenthümliches fest. Die Stirn tritt in der Regel stärker über den Scheitel und den Nasenrücken hervor, als beim Wolfe und Schakal; doch darin zeigen sich erst recht extreme Abweichungen bei verschiedenen Hunderassen. Es versteht sich, dass in diesen Eigenthümlichkeiten nur Schädel von ungefähr gleichem Alter mit einander erfolgreich verglichen werden können.« Aus Vorstehendem ergiebt sich hinreichend, dass ein sicheres Unterscheidungsmerkmal im Skelet zwischen Haushund und Wolf bis jetzt noch nicht aufgefunden ist und auch wohl schwerlich entdeckt werden dürfte.

Einen lebenden Wolf von einem Haushunde zu unterscheiden, wird mir nicht schwer. Die muskulösen und zugleich behenden Bewegungen des Wolfes zeigt kein Hund. Auch ist die Fressgier für den Wolf außerordentlich charakteristisch. Der Wolf verschlingt selbst größere Fleischstücke mit den Knochen ohne sie vorher zu zerkleinern. Es war geradezu widerlich anzusehen, wie ich einst dem männlichen Wolfe unseres zoologischen Gartens, obgleich er schon vorher seine tägliche Fleischration erhalten hatte, ein grob zerhacktes Ferkel vorwarf und er die Stücke eher verschlungen, als ich ihm einen anderen Brocken durch das Gitter reichen konnte. So gierig frisst nie ein Hund, und wenn er vom ärgsten Hunger gepeinigt würde. Aber derartige biologisch unterscheidende Merkmale helfen uns über die vorliegende zoologische Schwierigkeit nicht hinweg.

Es lag der Gedanke nahe, dass bei der uralten Domestikation des Hundes sich die Eingeweide, namentlich der Darmkanal im Gegensatze zu dem Wolfe verändert haben müsste. Ähnliche Beobachtungen waren bisher über das wilde und zahme Schwein, so wie über die Wildkatze und Hauskatze schon gemacht worden. So citirt Darwin[1] nach Daubenton, dass »der Darmkanal der Hauskatze weiter und um ein Drittel länger ist, als bei wilden Katzen derselben Größe«. Und über das Schwein lesen wir ebendaselbst pag. 81: »Die Art der durch viele Generationen gebotenen Nahrung hat offenbar die Länge des Darmes beeinflusst; denn nach Cuvier verhält sich die Länge des Darmkanals zu der des Körpers beim wilden Eber wie 9 : 1, beim gewöhnlichen Hausschwein wie 13,5 : 1, und in der siamesischen Zuchtrasse wie 16 : 1.«

Da die Wölfinnen unseres zoologischen Gartens alljährlich im Mai Junge zur Welt bringen und aus dem Wurfe, um die säugenden Mütter zu schonen,

[1] Das Variiren der Pflanzen und Thiere. Stuttgart 1878. pag. 53.

einige getödtet werden müssen, so hatte ich Gelegenheit, genauere Messungen an diesen vorzunehmen.

Ein eben geborener junger männlicher Wolf wog 1,1 Pfund; seine Länge betrug von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel 25,5 cm. Der Darm maß vom Magen bis zum After 112 cm. Der Darm war also bei diesem Wolfe 4,39 mal so lang als die Körperlänge.

Ein zweiter, drei Tage alter männlicher Wolf wog 1,5 Pfund; er maß in der Körperlänge, ebenfalls von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel gemessen, 27,5 cm. Der Darm maß 117 cm; es war also der Darm 4,25 mal so lang als der Körper.

Im November dieses Jahres strangulirte ich einen etwa vierjährigen weiblichen Wolf, um auch bei diesem die Darmlänge festzustellen. Von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel maß dieses etwas kleine und schwächliche Exemplar gerade 1 m. Der Darm hatte vom Magen bis zum After die Länge von 4,1 m. Es war also auch hier, den jungen Wölfen entsprechend, der Darm etwas mehr wie viermal so lang als der Körper.

Neben diesen Messungen stellte ich auch bei Haushunden ähnliche Untersuchungen an, und zwar sowohl an noch blinden Nestjungen, wie an Erwachsenen verschiedenster Rassen. Da derartige Messungen wegen Leichtbeschaffbarkeit des Materials jederzeit auszuführen sind, will ich hier nur das Resultat meiner hierher bezüglichen Notizen angeben. Beim Haushunde übertrifft, je nach Rasse und Alter, die Länge des Darmes den Körper (auch hier von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel gemessen) 5 bis 6 mal.

Beim Wolfe ist also der Darm 4 mal, beim Haushunde 5 bis 6 mal so lang als der Körper.

Münster i. W., 13. Nov. 1882.

Zusatz des Herausgebers.

Die größere Länge des Darmkanals bei domesticirten Carnivoren, im Gegensatze zu jenem wilder Arten, die man, wenn man sie auch nicht als die Stammformen gelten lassen will, denselben sehr nahe stehend mit Recht betrachtet, ist gewiss das Produkt der mehr omnivoren Lebensweise. Die Verschiedenheit des Darmes zwischen Wolf und Hund ist übrigens schon älteren Beobachtern nicht entgangen. So findet sich eine Angabe in Milne Edwards (Leçons sur la Physiologie etc. T. VI, pag. 359, in Bezug auf den Dickdarm, dessen Länge, die Gesammtlänge des Dünn- und Dickdarms = 100 angenommen, beim Wolfe 17, beim Hunde dagegen 20 beträgt. Es würde sonach die von Landois erkannte größere Länge des Hundedarms sich auf beide Darmstrecken vertheilen. Bei einer ferneren Behandlung dieser Fragen scheint mir die Untersuchung auf eine größere Anzahl von Individuen innerhalb verschiedener Rassen des Hundes sich erstrecken zu müssen.

Anzeigen und Besprechungen.

Flemming, Walther, Zellsubstanz, Kern und Kerntheilung. Mit 24 Textbildern und 8 Tafeln. gr. 8. Leipzig (F. C. W. Vogel) 1882. (VIII, 424 S.)

Seit die Lehre von der Zelle und ihren Derivaten durch Schwann die erste wissenschaftliche Grundlage empfing, hat die Ausbildung der Gewebelehre nach allen Seiten so bedeutende Veränderungen erfahren, dass von dem früheren Gebäude kaum noch ein Stein auf dem alten Platze blieb. Wer geneigt ist, die Dinge nur von ihrer Außenseite zu betrachten, und lieber an der Peripherie verweilt als nach dem Mittelpunkte strebt, der möchte leicht versucht sein, all' das, was vor länger als vierzig Jahren die mannigfachen Texturen der Organe erleuchtend in die Welt trat, für abgethan zu halten. So gewaltig ist der Unterschied zwischen den früheren Vorstellungen und denen des heutigen Tages. Die genauere Prüfung lehrt aber, dass alle jene Veränderungen mehr nur den Umkreis betrafen, um so bedeutender, als dieser sich ausgedehnt hatte. Der Mittelpunkt blieb im Wesentlichen unverändert, denn heute wie damals gilt die Zelle als Formelement, aus dem die Gewebe hervorgehen, der Organismus sich aufbaut. Bei allem Wandel der Vorstellungen, die man sich von dem Wesen der Zelle gebildet hatte, ist diese eine geblieben, dass sie den Ausgangspunkt der Gewebe und damit der Organe bildet, und darin liegt das ganze noch heute ungeminderte Gewicht der Schwann'schen Theorie.

Während auf diesem Fundamente die Gewebelehre sich umgestaltete, hat die genauere Kenntnis der Zelle selbst nur eine mehr gelegentliche Ausbildung gewonnen und erst im letzten Decennium empfing die schon länger vorbereitete Vorstellung von einer komplexeren Zusammensetzung der Zelle concretere Gestalt; Zelle wie Kern traten aus dem einfacheren Zustande, den unvollkommenere Hilfsmittel der Untersuchung ihnen zuerkannt hatten. Es gereicht dem Verfasser zum Verdienste zahlreiche zerstreute Thatsachen in dem angezeigten Werke gesammelt, gesichtet und durch viele eigene Beobachtungen vermehrt zu haben. In den drei nach dem Titel des Buches eingetheilten Kapiteln wird uns eine Darstellung von Zellsubstanz (pag. 1—85), Kern (pag. 86 bis 190) und Zelltheilung (pag. 191—400) geboten. Da bei letzterer wiederum der Kern eine wesentliche Rolle spielt, ergiebt sich diesem der größte Theil des Buches zugewiesen. Aus der Verschiedenartigkeit der den Zellleib darstellenden Substanzen, die man bisher unter der Annahme einer gewissen Gleichartigkeit mit Bezug auf ihre Bedeutung »Protoplasma« genannt hat, folgert Verfasser die Unzweckmäßigkeit der letzteren Bezeichnung und will dafür das Wort »Zellsubstanz« in Vorschlag bringen. Der Verfasser ist gewiss im Rechte wenn er die Unterscheidung jener Substanzen betont, aber wir können es nicht als einen glücklichen Vorschlag halten, einen so außerordentlich vagen Begriff, wie es der der Zellsubstanz ist, in Kurs zu setzen. Mit dem Begriffe Proto-

plasma war Alles ausgeschlossen was nicht lebende Substanz in und an der Zelle ist, und durch die Pforte der Zellsubstanz wieder zurückkehren kann. Wenn aber der Verfasser desshalb den Begriff des Protoplasma verwirft, weil noch unbekannt ist, wie sich die im Protoplasma unterscheidbaren Substanzen verhalten, unbekannt, welche der beiden lebende Substanz ist, oder vielleicht beide zugleich, so scheint es doch richtiger zuvor eine Klärung unserer Kenntnisse über jene Punkte abzuwarten, und die Unterscheidung der Materien, die man doch auch bei der Zellsubstanz machen müsste, einstweilen noch am Protoplasma vorzunehmen. Die Mühe ist gleich groß! Auf diesem Felde steht die Forschung doch erst vor ihrer Aufgabe, die nur stätig gelöst werden kann. Ein wie wir glauben wichtiger Fortschritt ist durch Kupffer in der Aufstellung eines »Paraplasma« bei Drüsenzellen geschehen. Dass man das nicht ohne Weiteres auf alle möglichen anderen Zellen anwenden könne, beweist nichts gegen die Richtigkeit für jene. Auf jeden Fall aber wird die gewiss der Weiterbildung nicht bloß fähige sondern auch bedürftige Lehre vom Protoplasma von indifferenten Zellen und von Organismen wie die Rhizopoden ihren Ausgang zu nehmen haben. Nur auf breitester Grundlage in dieser Richtung dürfte eine Reform erfolgreich sein. Indem wir diese Ausstellungen machten, wollen wir damit nicht den Werth des Buches unterschätzt wissen, denn auch das was wir beanstandeten wird zur Anregung dienen.

Hertwig, Oskar. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Zweiter Theil. Mit 5 Tafeln. Jena (Gustav Fischer). 128. S.

In dieser Schrift hat eine Reihe von Untersuchungen, die der Verfasser mit seinem Bruder in den Studien über die Cölomtheorie gemeinsam begonnen, dann für sich fortgesetzt hat, einen gewissen Abschluss gefunden. Wir vermögen daher die Resultate zu überblicken, welche jene Untersuchungen zu Tage brachten, und wie sie der Verfasser in seinen Schlussbetrachtungen uns entgegenbringt. Sie gipfeln darin, dass in der Bildung des Mesoblast (den O. und R. Hertwig schon in der ersten Schrift als einen bestimmten Theil des Mesoderms oder mittleren Keimblattes vom übrigen oder Mesenchym unterschieden eine kontinuirliche Erscheinungsreihe besteht, die nicht nur innerhalb der Wirbelthiere nachgewiesen wird, sondern auch Verknüpfungen mit dem Entwicklungsgange Wirbelloser darbietet. An der bei niederen Formen als Blastoporus, bei den höheren Wirbelthieren als Primitivrinne erscheinenden Stelle wächst der Mesoblast zwischen die beiden primitiven Keimblätter ein, als ein paariges, entweder mit der Ektodermhöhle kommunicirendes Hohlgebilde oder in Gestalt einer soliden Zellenschicht, in welcher Verschiedenheit eine Anpassung an gewisse vom Ei sich herleitende Zustände liegt. Die sich entgegenstehenden Meinungen bezüglich der Abstammung des Mesoblastes von einem der beiden primitiven Keimblätter finden in dieser Untersuchung eine eben so befriedigende Vermittlung, wie die Frage von der Abstammung der Chorda eine Lösung empfängt. Die Differenzirungsvorgänge an den Keimblättern sind gerade in Betreff des allerschwierigsten Theiles in helles Licht gestellt, und das reiche Beobachtungsmaterial, welches von vielen Forschern bezüglich der Wirbelthiere über alle

Klassen zu Tage gefördert wurde, hat durch die von Hertwig vorgenommene Sichtung und kritische Behandlung in Bezug auf die Frage vom mittleren Keimblatte erst seine Verwerthung gefunden. Jeder unbefangene und mit dem Gegenstande vertraute Leser wird beim Studium dieser Schrift die Überzeugung gewinnen, dass er es mit eben so objektiver Auffassung der Thatsachen als klarer Darstellung und scharfsinniger Kombination zu thun hat. Daraus erflossen denn jene Ergebnisse, die von einem beschränkteren Gesichtspunkte aus, wie ihn die ontogenetische Beschäftigung mit nur einer oder zwei, vielleicht sehr divergenten Formen bedingt, nimmermehr zu gewinnen sind. Es offenbart sich auch hier wieder die Überlegenheit, welche die Kenntnis einer größeren Thatsachenreihe und die logische Verknüpfung dieser Thatsachen bietet und es zeigt sich, dass durch die Vergleichung auch auf dem ontogenetischen Gebiete Einsichten in Gestaltungsvorgänge zu erzielen sind, welche uns den Zusammenhang der Erscheinungen erkennen lassen.

Virchow, H., Dr., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Mit 21 Holzschnitten und 1 Tafel. gr. 8. Berlin (Hirschwald) 1882. (99 S.).

Wie ansehnlich auch der Zuwachs war, welcher der Morphologie des Sehorganes der Wirbelthiere an neuen Erfahrungen sowohl auf dem Gebiet der Ontogenie wie der Anatomie in den letzten Decennien zu Theil ward, so blieben doch viele und wichtige Punkte theils ganz unerörtert, theils erfuhren sie, anderen gegenüber, eine geringere Würdigung. Der Verfasser dieser Schrift, dem wir schon mehrere werthvolle Beiträge zur Anatomie des Wirbelthierauges zu danken haben, bietet uns jetzt in Mittheilungen offenbar sehr ausgedehnter Untersuchungen über den Glaskörper und den intraocularen Gefäßapparat eine fernere Bereicherung unserer Kenntnisse in jenem noch so wenig aufgeschlossenen Gebiete. Bezüglich des Glaskörpers wird die Eigenartigkeit des ausgebildeten Gewebes von verschiedenen Seiten her dargestellt, und wenn wir zwischen den Zeilen zu lesen versuchen, so können wir finden, dass Verfasser sich der Vorstellung einer Art von Schichtung zuneigt, jedoch in dem Sinne, dass diese wieder von anderen, mehr radiären Zügen durchsetzt sind. Auch die Glaskörperzellen finden Beurtheilung. Für die Membrana hyaloidea ersehen wir die Zusammengehörigkeit mit der Limitans interna der Retina, oder vielmehr die Identität beider Häute. Die große Mannigfaltigkeit des Gefäßapparates des Glaskörpers der Fische wird auf drei verschiedene Typen reducirt, je nach dem Verhalten der Gefäßstämmchen bezüglich ihres Ein- und Austrittes. Endlich wird in »Bemerkungen über Fischaugen« dem Befestigungsapparate der Linse, wie er durch die unter verschiedenen Namen bekannten Gebilde zu Stande kommt, eine genaue Schilderung gewidmet. Wir möchten wünschen, dass der Verfasser bald Anlass finden möge vieles nur Berührte oder aphoristisch Behandelte zu ausführlicherer Darstellung zu bringen. C. G.

Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten.

Vorläufige Mittheilung.

Von

J. A. Palmén
in Helsingfors.

Bei meiner Untersuchung über das Tracheensystem der Insekten fand ich bereits im Jahre 1876 in Heidelberg Veranlassung auch über die Geschlechtsorgane Beobachtungen anzustellen, und erlangte dabei Resultate, die in unerwarteter Weise die Morphologie derselben beleuchteten. Diesen Gegenstand beabsichtigte ich in derselben Weise zu behandeln, wie das Tracheensystem, und entschloss mich daher die Ergebnisse vorläufig nicht zu veröffentlichen. Später verhinderten amtliche und andere Beschäftigungen den Abschluss der definitiven Redaktion des Manuskriptes. Inzwischen erschien kürzlich im Zoologischen Anzeiger (Nr. 126 pag. 637—641) eine vorläufige Mittheilung von Herrn J. Nusbaum, welche dasselbe Organsystem behandelt. Aus diesem Grunde finde ich mich veranlasst, auch meine Ergebnisse vorläufig zur Mittheilung zu bringen.

Wir beide haben die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen untersucht, — Herr Nusbaum jedoch entwickelungsgeschichtlich, ich hingegen vergleichend-anatomisch. Die aus den Beobachtungen gezogenen Schlüsse sind theils identisch, theils gegenseitige Komplemente.

Ich untersuchte zunächst die Ephemeriden. Zwischen diesen und den übrigen anatomisch beschriebenen Insektengruppen stellte sich dabei ein Gegensatz heraus, indem bei den Ephemeriden die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen paarig sind, nicht nur bei den Larven aller Stadien, sondern auch bei den Imagines, und zwar in beiden Geschlechtern.

Diese Paarigkeit haben schon mehrere Autoren z. Th. bemerkt (Réaumur; Eaton, Tr. ent. Soc. Lond. 1871; und speciell Joly, Ann. Mag. Nat. Hist., 1877. Febr. pag. 193); sie ist aber weder eingehend untersucht, noch morphologisch erkannt und verwerthet worden.

Bei den Männchen der Ephemeriden erstrecken sich die beiden Vasa deferentia unabhängig von einander fort, bis sie an der Ventralseite des neunten Segmentes zwei äußere Anhänge, die beiden Begattungsorgane, durchbohren, an deren Spitze oder Seite jedes für sich ausmündet. Diese zwei Anhänge sind bei einigen Arten z. B. Palingenia longicauda Ol. unter sich fast ganz frei; bei anderen (z. B. einigen Arten Heptagenia) verwachsen sie unter sich mehr oder weniger an der Basis, während die Spitzen und die Mündungen frei bleiben. Schon Swammerdam und Réaumur erwähnen sie: Pictet nennt sie »les appendices internes«, und Eaton bezeichnet sie, bisweilen jeden für sich, bisweilen beide zusammen, als »the penis«.

Die beiden Vasa deferentia stoßen bisweilen Imago von Palingenia longicauda Ol., vor der Basis der Penes ziemlich dicht an einander; jedoch bilden sie hier unter sich keine Kommunikation, wie ich es an vollständigen Reihen von Querschnitten konstatirt habe. Nur bei einer einzigen Art meines Materiales, nämlich bei Polymitarcys virgo Ol., findet sich im neunten Segmente eine Querverbindung zwischen den beiden Schläuchen, die sich sonst wie bei den übrigen Arten verhalten.

Bei jüngeren Larven sind die Vasa deferentia dünne Stränge, längs deren die samenbereitenden Drüsen sitzen; diese Stränge inseriren im Integumente am Hinterrande des neunten Sternits, da, wo später (während der letzten Häutungen) die beiden Begattungsorgane hervorsprossen. Bei älteren Larven sammelt sich das Sperma in der Höhlung dieser Stränge: ihre Wände werden dadurch ausgedehnt, und diese Abschnitte fungiren dann als Vesiculae seminales. Die Spitzen der Stränge verbleiben eng, fungiren etwa als Ductus ejaculatorii. Gemeinschaftliche, unpaarige Drüsengebilde sind nicht vorhanden. Erst bei der letzten Häutung erhalten die Begattungsorgane ihre volle Entwickelung und die Ductus offene Mündungen.

Beim Weibchen verlaufen die beiden Oviducte ebenfalls selbständig nach hinten, bis sie an der ventralen Seite des Hinterleibes im Grunde der Hautfalte zwischen dem siebenten und achten Seg-

mente, jedes für sich, ausmünden. Bei einigen Arten ist diese Intersegmentalfalte den übrigen fast gleich, bei anderen etwas tiefer; bei noch anderen ist das siebente Segment bedeutend länger als die übrigen, oder auch z. B. bei Heptagenia elegans Curt. verlängert sich das Sternit desselben klappenartig Ovivalvula und umschließt also einen größeren Raum, als die übrigen Segmentfalten. Das Körperintegument mit der Chitinschicht setzt sich kontinuirlich in die Falte fort, bis zu den Mündungen der beiden Oviducte, wo es in das Gewebe ihrer Wände übergeht und die Chitinschicht aufhört.

Die Oviducte sind bei den Larven Anfangs dünn, strangartig, und tragen die bekannten Eifollikel; sie inseriren zu beiden Seiten in der erwähnten ventralen Hautfalte. Je nachdem die Eier sich aus den Eiröhrchen in die Oviducte ansammeln, werden die Wände derselben ausgedehnt, und so werden aus diesem Abschnitte der Ausführungsgänge zwei uterusartige Gebilde hergestellt. Der Endabschnitt der beiden Gänge stellt dann ihre Vaginalportion vor. Weil aber keine gemeinschaftliche Vagina zu Stande kommt, finden sich auch keine unpaarigen Drüsen und kein Receptaculum seminis. Die beiden Mündungen öffnen sich bei der letzten Häutung.

Die Eier werden bei vielen Arten aus den Oviducten der Imago (resp. Subimago) allmählich in die Intersegmentalfalte (resp. unter die Ovivalvula) gebracht; nach der Paarung werden sie dort getragen bis sie beim Eintauchen der Hinterleibsspitze ins Wasser abgestreift werden. Bei Polymitarcys virgo Ol. sind die zahlreichen Eier in den Oviducten zu zwei großen, cylindrischen Packeten zusammengeballt; sobald sie gelegt werden sollen, biegt sich die Hinterleibsspitze (Segm. 8—10) dorsalwärts, die zwei Oviductmündungen werden dadurch sichtbar und die beiden Packete zu gleicher Zeit, durch Kontraktion des Hinterleibes, ziemlich gewaltsam herausgepresst. Durch den Druck der im Darme vorhandenen Luft stülpen sich dabei oft die Darmwand und die dünnen Wände der Oviducte aus der Intersegmentalfalte blasenartig hervor. So bildet Pictet Caenis oophora Koll. ab (Taf. 45 Fig. 4). Es ist dies wohl derselbe Vorgang, welcher zu der eigenthümlichen Angabe (Gerstäcker, Handb. d. Zool., II. Arthropoden, 1863, pag. 60 Veranlassung gab, dass bei den Ephemeriden das Eierlegen »durch Dehiscenz des Hinterleibes« stattfinden sollte. Die ferneren Details der Untersuchung über die Ephemeriden muss ich der eingehenden Darstellung vorbehalten.

Diese Paarigkeit der Sexualdrüsen und ihrer Ausführungsgänge bei einer Insektengruppe deutet auf Organisationsverhältnisse hin, die bei niederen Thieren obwalten. Einige Myriapoden und Spinnen, zahlreiche Krebse und die meisten Würmer besitzen paarige Gänge; und bei den letztgenannten hat man sie, wie bekannt, aus den ursprünglich paarigen Schleifenkanälen morphologisch herleiten können. Die Ephemeriden repräsentiren also, in Bezug auf das Sexualorgansystem, unter den Insekten einen sehr ursprünglichen Organisationstypus. (Vgl.: Zur Morphologie des Tracheensystems, pag. 77, Note.)

Es fragt sich aber nun, ob dieser Typus der Sexualorgane (Paarigkeit) auch bei anderen Insektengruppen beibehalten ist, und ob Übergänge zu dem transformirten Typus (Unpaarigkeit) entweder bei Larven oder sogar bei den Imagines sich aufweisen lassen. Es genügt ein Blick auf die in Abbildungen bekannten Formen von inneren Geschlechtsorganen verschiedener Insektengruppen um uns zu überzeugen, dass der Typus mit unpaarigen Gebilden als Regel sich darzustellen scheint, und auch so aufgefasst wird. Man scheint sogar a priori angenommen zu haben, dass diese Regel keine Ausnahmen erlauben konnte; denn bisweilen scheinen die Autoren fast keine Spur von einem unpaarigen Endabschnitt gefunden zu haben, — bezeichnen aber dennoch diesen postulirten Theil als »äußerst kurz« oder dergleichen. Die anatomischen Befunde bei Ephemeriden erweisen nun, dass die vermuthete Unpaarigkeit bei gewissen anderen Gruppen zum mindesten als unzuverlässig zu bezeichnen ist. Diese Gruppen müssen aufs Neue untersucht werden, und zwar nicht, wie früher durch Zerzupfen allein, sondern an kritischen Stellen nach vollständigen Reihen von Schnitten. Sonst würde man manchmal »unpaarige« Gebilde annehmen, wo nur paarige Schläuche in angeschwollenem Zustande dicht an einander liegen; oder man wird etwaige enge Querverbindungen übersehen, und mithin die gesuchten morphologischen Zwischenzustände nicht bemerken. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass in dieser umfassenden Frage meine eigenen Untersuchungen noch sehr unzureichend sind und desshalb hier nicht mitgetheilt werden können. Indessen liegen schon seit lange gedruckte Untersuchungen vor, aus denen ich einige Thatsachen hier verknüpfen und für diese Frage verwerthen möchte. Der Thatbestand bei den Ephemeriden wird nämlich erst in dieser Weise seine rechte Beleuchtung gewinnen.

Nach den Untersuchungen von L. Dufour, Loew u. A. über

die männlichen Geschlechtsorgane bei mehreren Arten Orthoptera genuina (z. B. Oedipoda) und amphibiotica (Libellula. Perla, einzelne Arten), Planipennia (Panorpa, Rhaphidia. Myrmeleon, Sialis) und Trichoptera (Hydropsyche) ist jedes der beiden Vasa deferentia mit einer eigenen Vesicula seminalis versehen; auf dieselbe folgt jederseits das Ende der beiden Ausführungsgänge, die Ductus ejaculatorii. Ein gemeinschaftlicher Endabschnitt wurde bei Rhaphidia gar nicht gefunden, bei anderen nicht erwähnt, oder als äußerst kurz bezeichnet. In einigen Fällen macht ferner der aufgefundene unpaarige Abschnitt den Eindruck als wäre es viel eher eine seichte Vertiefung, bei anderen eine tiefere Einstülpung der äußeren Körperhaut, an deren Grunde die beiden Ductus immer noch selbständig ausmünden. Für diese Deutung spricht u. A. der Umstand. dass der gemeinschaftliche Ductus ejaculatorius »inwendig von einer derben rauhen Chitinhaut ausgefüttert ist« (vgl. Graber, Die Insekten. I, pag. 386). Es versteht sich, dass eine derartige Einstülpung auch bei anderen Gruppen tiefer, enger und zarter gebaut sein kann; und an ihrer Mündung können besonders für die Kopulation geeignete Organe (Penis. Zangen etc.) sich differenziren. Bei solchen Insekten wäre alsdann der unpaarige Ductus ejaculatorius morphologisch ein durch Einstülpung entstandenes Derivat des Körperintegumentes.

Hier möchte ich eine Bemerkung anschließen. Bei Larven von Corethra (vgl. Leydig und Weismann) sind die beiden Testes durch zwei Stränge am Integumente befestigt: die hinteren inseriren jeder für sich und sind bei der Entwicklung der Ausführungsgänge mitbetheiligt. Bei Chironomus wiederholt sich ungefähr dieselbe Einrichtung (Graber). Bei der Metamorphose werden dann gewisse Theile der hintersten Bauchsegmente reducirt, andere hingegen vergrößert: so werden die Insertionspunkte der genannten Stränge, als Mündungen der Vasa, überragt und gerathen ins Innere des Hinterleibes; und dieser Theil der Haut wird ein unpaariger Abschnitt, wie dieses oben nur für ein einzelnes Segment aufgewiesen wurde. Findet sich bei diesen Insekten auch eine unpaarige Vesicula seminalis, so lässt sich die morphologische Herleitung derselben (entweder aus dem integumentalen Ductus oder den verschmolzenen Vasa deferentia) nur nach speciellen Untersuchungen feststellen.

Außer diesem Entwickelungsvorgang zu Unpaarigkeit beim männlichen Geschlechte giebt es noch einen anderen, über den die

Forficulinen uns Aufschluss geben. Nach MEINERT's Untersuchungen (Naturhist. Tidsskr., 3. Ser., T. V, pag. 278—294) besitzt in dieser Gruppe die Gattung Labidura zwei selbständige Ductus ejaculatorii, von welchen jeder ein äußeres Kopulationsorgan »Glans« durchbohrt. Die beiden Ductus entspringen aus einer unpaarigen Vesicula seminalis, entweder paarig (L. advena) oder gemeinschaftlich (L. gigantea). Hier liegt, nach meiner Ansicht, eine Anordnung vor, welche nicht weit von derjenigen steht, die ich oben bei einer Ephemeride (Polymitarcys virgo Ol.), und zwar als Ausnahme von der Regel, erwähnt habe: denn aus der Querverbindung der beiden Vasa deferentia ist hier eine Erweiterung, die unpaarige Vesicula, morphologisch differenzirt worden. Bei Labidura ist jedoch eine neue Anordnung hinzugekommen: das eine der als »Glans« bezeichneten Gebilde ist weniger entfaltet als das andere, also in der Entwickelung gehemmt. Dieses giebt eine Erklärung des Befundes bei der Gattung Forficula, wo das eine Glied ganz rudimentär wird und verschwindet, während das allein entwickelte eine mediane Lage einnimmt und zum unpaarigen Penis sich gestaltet. Auch von den beiden Ductus ejaculatorii persistirt hier nur der eine; der andere obliterirt, sein Endabschnitt verschwindet, und nur der Anfangstheil bleibt als blinder hohler Ast des persistirenden Ductus zurück. Dieses Rudiment bei Forficula und das verschwindende Begattungsglied bei Labidura bezeugen, dass bei den Forficulinen die Unpaarigkeit des Endabschnittes der männlichen Sexualgänge durch innere Querverbindung der beiden Vasa deferentia und darauf folgende Reduktion oder Rudimentärwerden des einen von den beiden Endabschnitten, morphologisch zu Stande kommt. Der unpaarige Ductus ejaculatorius und die Vesicula stammen also hier aus den ursprünglichen Vasa deferentia (nicht aus dem Körperintegumente, wie im vorhergehenden Falle).

Ob für das männliche Geschlecht noch mehrere morphologische Entwickelungsmodi, von Paarigkeit zu Unpaarigkeit, vorkommen, und wie die angegebenen Modi bei verschiedenen anderen Insektengruppen auftreten, resp. sich kombiniren, muss ich vorläufig dahin gestellt sein lassen.

Was das weibliche Geschlecht betrifft, und dessen Differenzirung in Bezug auf den Endabschnitt der Ausführungsgänge, so finden wir das nächste Stadium nach den Ephemeriden — bei deren nächsten Verwandten, den Perliden. Bei dieser Gruppe münden

die Oviducte nahe an einander im Grunde einer mittleren unpaarigen »Vagina«. Diese ist, wie Gerstäcker bei Nemura lateralis erwiesen hat (Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIV. Bd. pag. 218), ein ziemlich umfangreiches Gebilde von fast glockenartigem Umriss, inwendig von Chitin bekleidet: sie mündet zwischen dem siebenten und achten Bauchsegmente, bedeckt von unten her durch das klappenartig vergrößerte Sternit des nächst vorhergehenden Segmentes (= Ovivalvula einiger Ephemeriden!). Im Anschluss daran, dass bei den Ephemeriden die Oviducte in einer gewöhnlichen Intersegmentalfalte ausmünden, deute ich bei den Perliden diese glockenartige Vagina als eine taschenartig vertiefte Intersegmentalfalte, welche in die Körperhöhlung einragt und dort die beiden Tuben empfängt. Wie in jene Falte, so erstreckt sich auch in diese Tasche das Körperintegument mit seiner Chitinschicht. Und wie in jene Falte münden auch in diese Tasche die zwei paarigen Tuben selbständig aus. Hier ist also die unpaarige Vagina eine morphologisch differenzirte Intersegmentalfalte, mithin ein Derivat des äußeren Körperintegumentes.

Dieser Differenzirungsvorgang bei den Perliden kann als Typus für mehrere Insektengruppen betrachtet werden. Bei anderen treten aber noch Komplikationen hinzu, die den Typus einigermaßen modificiren. So nimmt die Einstülpung ihren Anfang nicht immer von einer Intersegmentalfalte allein: es können mehrere Segmente bei der Metamorphose derart reducirt werden, dass die ventrale Haut des Ganzen als Einstülpung bei der Vaginabildung mitbetheiligt (die oben erwähnten Dipteren), und von anderen Theilen der Hinterleibssegmente überragt wird.

Wird die so entstandene Vagina enger, und schärfer vom persistirenden Theile der Intersegmentalfalte abgesetzt, fernerhin auch zarter gebaut, — so wird die Strukturdifferenz zwischen dem integumentalen unpaarigen und den paarigen tubalen Theilen der Ausführungsgänge weniger auffallend: noch allmählicher wird der Übergang, wenn die Tuben unter sich z. Th. noch verschmelzen und eine direkte Fortsetzung des unpaaren integumentalen Theiles herstellen. Der unpaarige Abschnitt — sei es nun ein integumentales oder tubales Gebilde oder beides zugleich — stellt ferner durch Ausstülpung der Wände verschiedene Nebenorgane her, wie Receptaculum, Bursa, Drüsen etc., — bis der bekannte komplicirte Typus sich aus dem einfachen Anfangszustande differenzirt hat.

Nach diesen morphogenetischen Vorgängen sind die inneren

Geschlechtsorgane der Insekten aus zwei morphologisch verschiedenen Elementen aufgebaut, nämlich a) ursprünglich inneren, paarigen Gebilden (Testes mit den Vasa deferentia, Ovaria mit den Tuben), und b) Integumentalgebilden. Bei weniger differenzirten Insektengruppen sind (wie bei niedrigeren Thierformen) die Integumentalgebilde nur durch die beiden äußeren Geschlechtsmündungen repräsentirt: daher ist der ganze Geschlechtsapparat paarig vorhanden. Die paarigen Theile werden bei höher differenzirten Formen sekundär durch unpaarige verbunden, indem a) ein gemeinschaftlicher Integumentalabschnitt (D. ejac., Vagina) sich einstülpt; oder b) die inneren Gänge selbst anastomosiren, resp. von der Mündung aus verschmelzen; oder c) beide diese Vorgänge zugleich stattfinden; oder endlich d) wenn dazu noch die überflüssig gewordenen paarigen Theile durch Rudimentärwerden des einen reducirt werden. Welcher von diesen Vorgängen auch zur Verwendung kommt, so können durch Ausstülpung der Wände verschiedene Nebenorgane sich zu verschiedenen Zwecken differenziren. Bei der Homologisirung dieser Organe muss ihre morphologische Herleitung aus dem einen oder anderen morphologischen Materiale mit in Betracht gezogen werden, und keineswegs darf die Gleichartigkeit ihrer Funktion allein den Ausschlag geben.

Bei der Vergleichung dieser meiner morphologischen Resultate mit den entwickelungsgeschichtlich von Herrn J. Nusbaum gewonnenen, wird es sogleich ersichtlich, dass sie sich gegenseitig stützen. Sobald die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen jedoch auf mehrere Gruppen ausgedehnt werden, treten wohl die von mir oben erwähnten verschiedenen Entwickelungsmodi auch durch diese Methode hervor; und dann wird es sich ergeben, in wie weit alle unpaarigen Nebenapparate nur aus dem Hautepithel sich entwickeln (These 2) und aus paarigen Anlagen entstehen (These 4), — oder ob nicht dies in verschiedenen Gruppen verschiedentlich sich verhält. Dass das Letztgenannte wohl als richtig sich herausstellen wird, dürfte aus den obigen Kombinationen hervorgehen. Eben weil die vergleichend-anatomischen Ergebnisse für ontogenetische Untersuchungen aufklärend sein können, habe ich diese vorläufige Mittheilung meiner Untersuchungen der Offentlichkeit nicht länger vorenthalten wollen, und hoffe nächstens das Thema eingehender zu behandeln.

Helsingfors, den 20. December 1882.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische.

Von

Dr. M. Sagemehl.

I. Das Cranium von Amia calva L.

Mit Tafel X.

Seitdem im Jahre 1845 Carl Vogt[1] nachgewiesen hat, dass Amia calva L. im Bau des Herzens von sämmtlichen bekannten Knochenfischen abweicht und sich darin den Knorpelfischen anschließt, und Johannes Müller[2] die Konsequenzen aus diesem Verhalten gezogen und diesen merkwürdigen Fisch von den Clupeiden, zu denen er bis dahin gerechnet worden war, abgetrennt und zu der von ihm und L. Agassiz aufgestellten Unterklasse der Ganoiden gestellt hat, ist die Aufmerksamkeit der Anatomen stets auf diesen Fisch gelenkt worden. Es erschien eine Reihe von Arbeiten fast über sämmtliche Organsysteme der Amia, so dass der Bau derselben gegenwärtig besser gekannt ist, als der der meisten Knochenfische. Um so auffallender ist es, dass das Kopfskelet dieses in den Sammlungen durchaus nicht seltenen Ganoiden bis jetzt fast gänzlich vernachlässigt wurde. Meines Wissens ist die im Jahre 1877 erschienene Abhandlung von Bridge[3] die einzige, in welcher dasselbe in genügender Weise beschrieben worden ist.

Auf die Veranlassung von Herrn Geheimrath Prof. Gegenbaur

---

[1] Annales des sciences naturelles T. XXIV. 1845.

[2] Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abh. d. k. Akad. d. Wissenschaften z. Berlin vom Jahre 1844. Berlin 1846. Nachschrift pag. 204.

[3] The cranial osteology of Amia calva. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XI. 1877. pag. 605—622.

wurde von mir eine erneuerte Untersuchung des Cranium der Teleostier, speciell der Physostomen und der Anacanthinen, unternommen und beim Suchen nach einer Form, von welcher aus die mannigfaltigen Verschiedenheiten im Bau des Schädels am besten beurtheilt werden konnten, wurde meine Aufmerksamkeit auf Amia gelenkt. In der That ergab ein genaues Studium des Cranium dieses Fisches, dass sich von ihm aus mehrere divergirende Reihen von Schädeltypen ungezwungen ableiten lassen. Auf der anderen Seite erwies sich Amia bei einem Versuch die Verhältnisse des Schädels der Teleostier von einfacher gebauten Typen, wie sie die Selachier bieten, abzuleiten als eine ganz ausgezeichnete Übergangsform. Die sorgfältige descriptive Arbeit von Bridge, mit welcher ich, was die thatsächlichen Verhältnisse betrifft, in den meisten Punkten übereinstimme, genügte zu diesem speciellen Zwecke nicht. Auf gewisse Organisationsverhältnisse, die auf den ersten Blick unrichtig erscheinen, und deren Bedeutung erst bei einer Vergleichung mit anderen Formen offenbar wird, hat er gar nicht geachtet. Sodann hat er sich bei der Beschreibung des Cranium streng an das vorgesetzte Thema gehalten, vielleicht aus Mangel an Material, und einzig und allein die Skelettheile des Kopfes beschrieben, und auf die umgebenden Weichtheile, in denen ich gerade die gestaltenden Momente für die Konfiguration des Schädels erblicke, gar nicht geachtet. Endlich ist Bridge, meiner Meinung nach, in der Deutung einzelner Schädelknochen von Amia nicht glücklich gewesen.

Alles dieses zusammengenommen war für mich ein Grund eine vergleichende Beschreibung des Schädels von Amia zu geben. Bei dieser Gelegenheit glaube ich auch einige Fragen von mehr allgemeiner Natur provisorisch erörtern zu können, die für meine nachfolgenden Arbeiten über das Cranium der Teleostier von fundamentaler Bedeutung sind.

Es bleibt mir noch übrig, mich darüber zu rechtfertigen, dass ich sowohl in dieser Arbeit über Amia, als auch in den nachfolgenden Arbeiten, mich auf das Cranium im engeren Sinne beschränkt habe und die mit ihm verbundenen Theile des Visceralskeletes nur kursorisch und nur so weit sie für die ganze Gestaltung des Schädels maßgebend waren, berücksichtigt habe. In der That erscheint eine solche Trennung, wenn man die Schädelformen der höheren Wirbelthiere im Auge hat, kaum gerechtfertigt. Ganz anders ist es in der Klasse der Fische. Das Visceralskelet derselben hat dem Cranium gegenüber eine gewisse Selbständigkeit bewahrt und hat

auch in Folge dessen auf die Konfiguration desselben einen viel geringeren Einfluss gehabt, als andere Organsysteme, als das Nervensystem, die Muskulatur und namentlich die Sinnesorgane. Noch muss ich mich gegen einen Vorwurf verwahren, der mir gemacht werden könnte; nämlich, dass ich die Litteratur, besonders die ältere, zu wenig berücksichtigt hätte. Es schien mir ganz überflüssig bei der Anführung von altbekannten — und wie ich annehme auch allbekannten — Thatsachen stets Autoritäten für dieselben zu citiren. Ein solches Verfahren hätte den Gang der Darstellung weitläufig und schleppend gemacht, ohne irgend einen Nutzen zu bringen. Bei neueren und weniger bekannten Arbeiten und bei der Erörterung ganz specieller Fragen ist die betreffende Litteratur stets gewissenhaft citirt worden.

Durch die außerordentliche Liberalität des Herrn Geheimraths Gegenbaur, dem ich hiermit meinen innigsten Dank sage, habe ich fünf Exemplare von Amia untersuchen können, von denen das kleinste 36 cm, das größte 57 cm lang war.

Schon bei der Betrachtung eines unpräparirten Kopfes von Amia calva kann man die oberflächlich liegenden Knochen der Schädeldecke, die nur von einer ganz dünnen Cutis bedeckt sind[1], unterscheiden. Die Oberfläche dieser Knochen ist von scharf ausgeprägten Riffen, die vom Mittelpunkt derselben ausstrahlen und sich nach der Peripherie hin dendritisch verzweigen, bedeckt und erhält dadurch eine sehr charakteristische Skulptur. Nachdem der dünne Cutis-Überzug sorgfältig entfernt worden ist, erkennt man die Grenzen der einzelnen Knochen mit der nöthigen Schärfe. Es fallen zunächst drei hinter einander liegende Paare von Knochentafeln in die Augen, von denen die vordersten die größte, die hintersten die geringste Längsausdehnung haben.

Das vorderste dieser Plattenpaare besteht aus zwei annähernd viereckigen Knochen, die in der Mittellinie durch eine starke Zackennaht mit einander verbunden sind Fig. 1 *Ff*. Die lateralen Ränder dieser Knochen überdachen die Augenhöhlen und liegen vorn mit ihren vorderen lateralen Ecken den Antorbitalfortsätzen auf.

---

[1] Wenn Bridge l. c. pag. 606, die Oberfläche dieser Knochen als »highly polished« bezeichnet und weiter sagt »they are destitute of any covering of soft skin«, so ist das ungenau. An mikroskopischen Schnitten überzeugt man sich leicht, dass alle Knochen der Schädeldecke bei Amia nicht nur von einer Epidermis bedeckt werden, die ja auch bei Lepidosteus und Polypterus vorhanden ist, sondern auch einen allerdings sehr dünnen Überzug von Cutis besitzen.

Durch dieses Verhalten charakterisiren sie sich als die Frontalia[1].

Hinter diesen beiden Knochen folgen zwei annähernd quadratische Knochenplatten, die eben so wie die vorhergehenden in der Mittellinie durch eine Zackennaht verbunden sind. Es sind dies ganz unzweifelhaft die Ossa parietalia, die bei Amia ähnlich wie bei einigen Knochenfischen in der Mittellinie mit einander verbunden sind[2] (Fig. 1 *Pa*).

Zu beiden Seiten der Parietalia und des hinteren Abschnittes der Frontalia liegen zwei langgestreckte Knochen (Fig. 1 *Sq*), welche den Ossa squamosa der Teleostier in allen Beziehungen entsprechen[3].

Nach hinten an die Squamosa grenzend, medial an den hinteren Abschnitt der Frontalia, ist eine längliche Knochenplatte zu sehen. Sie gehört der oberen Fläche der Verknöcherung des Postorbitalfortsatzes, dem Postfrontale, an (Fig. 1, 2 und 3 *Psf*).

Eine ähnliche nur viel kleinere mit Skulpturen bedeckte Knochenplatte grenzt an die vordere laterale Ecke der Frontale und gehört der oberen Fläche der Praefrontale an (Fig. 1, 2 und 3 *Prf*).

Während die eben beschriebenen Knochen fest unter einander verbunden sind und auch dem Primordialcranium dicht aufliegen oder mit demselben gar verschmolzen sind, verbinden sich die bei-

---

[1] Was die Bezeichnung der Knochen betrifft, so habe ich mich streng an die von Gegenbaur benutzte gehalten. Es ist ganz selbstverständlich, dass diese althergebrachten Bezeichnungen durchaus keine Homologie mit den gleichnamigen Knochen der höheren Wirbelthiere ausdrücken sollen. Eine vollständige Homologie besteht, wie ich glaube, nur für sehr wenige Knochen der Fische und der höheren Vertebraten — streng bewiesen ist sie bisher für keinen einzigen. Das Rationellste wäre unter diesen Umständen für die Schädelknochen der Fische neue, möglichst neutrale Bezeichnungen einzuführen; doch hielt ich mich für eine solche Neubenennung, die doch, so lange die Schädelknochen der Fische nicht vollständig erschöpfend bekannt sind, nur provisorisch sein könnte, nicht für befugt, und habe mich daher mit den alten Bezeichnungen begnügt.

[2] Bridge, an dessen Exemplar die mittlere Naht zwischen den Parietalia verstrichen war, bezeichnet in Folge dieses Umstandes die verschmolzenen Parietalia als »Dermosupraoccipitale«, eine Bezeichnung, die in jedem Falle unstatthaft ist. An sieben von mir auf dieses Verhalten untersuchten Exemplaren von Amia habe ich stets übereinstimmend mit Owen und Franque die Mittelnaht gefunden und muss daher den Befund von Bridge für eine individuelle Abweichung halten, der weiter keine Bedeutung zukommt.

[3] Bridge hält die Knochen, da sie zu beiden Seiten seines Dermosupraoccipitale liegen, für die Parietalia.

den ziemlich schmalen hinter den Parietalien und den Squamosa gelegenen in der Mittellinie einander berührenden[1] Knochenplatten Fig. 1 *Ex*) nur durch straffe Bandmassen mit den vor ihnen gelegenen Knochen. Eben so wenig besitzen sie irgend welche Beziehungen zum Primordialcranium, sind vielmehr von den Exoccipitalia, die sie mit einem geringen Abschnitt überlagern, durch eine starke Bindegewebslage getrennt. Ihr größter Theil bedeckt einen Schultergürtelknochen, der mit einer medial gerichteten Zinke dem hinteren Rande der Exoccipitalia aufliegt, und mit einer anderen, nach vorn gerichteten Zinke durch ein straffes Band an das Intercalare befestigt ist. Dieser Knochen (Fig. 1 *Se*) entspricht vollkommen dem den meisten Teleostiern zukommenden Suprascapulare[2].

Bei Teleostiern findet man fast konstant zwischen den Zinken des Suprascapulare einen ganz oberflächlich liegenden Hautknochen, der zuerst von Stannius von den lateral von dem Squamosum gelegenen Supratemporalknochen unterschieden und als Extrascapulare bezeichnet worden ist. Gewöhnlich ist dieser Knochen sehr wenig entwickelt, doch erreicht er in einigen wenigen Fällen z. B. bei Macrodon eine größere Ausdehnung; er gleicht dann in hohem Grade dem eben erwähnten Knochen von Amia und unterscheidet sich von demselben nur dadurch, dass er sich medial nicht bis zur Mittellinie erstreckt. Man greift somit wohl kaum fehl, wenn man den auf Fig. 1 mit *Esc* bezeichneten Knochen von Amia für homolog dem Extrascapulare der Knochenfische erachtet.

Die nasale Region von Amia wird von fünf kleinen Hautknochen bedeckt, die nach hinten von den Frontalia durch einen schmalen transversalen Cutisstreifen getrennt werden.

Der am meisten nach vorn gelegene Hautknochen (Fig. 1 *Eth*) hat die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit nach hinten gerichteter Spitze und etwas ausgeschweifter Basis. Er liegt tiefer in der Cutis versteckt, als die übrigen Knochen der Schädeldecke, zeigt aber nichtsdestoweniger Spuren der Skulpturen, welche jene bedecken.

Nach hinten von dieser unparen Knochenplatte liegt jederseits ein Paar kleinerer Knochen (Fig. 1 *Na*), von denen die beiden medialen etwas größer sind. Dieselben sind vorn durch den zwischen sie

[1] Wenn Bridge angiebt, dass die beiden Knochen in der Mittellinie nicht zusammenstoßen, so ist das falsch; seine eigene Zeichnung Pl. XXIII Fig. 1 beweist das Gegentheil.

[2] Suprascapulare Cuvier; Omolita Geoffroy, Stannius.

eindringenden eben beschriebenen unpaaren Knochen getrennt; hinten stoßen sie in der Mediallinie zusammen. Lateral von diesen Hautknochen liegen zwei kleinere (Fig. 1 *An*), von denen nichts Besonderes zu bemerken ist. Die letzterwähnten vier Knochen, besonders aber die beiden medialen, bilden die Decke der Nasenhöhle.

Zwischen den drei mit *Eth*, *Na* u. *An* bezeichneten Knochen bleibt dort, wo sie vorn zusammenstoßen, eine kleine Lücke offen, die in die Nasenhöhle führt und dem vorderen Nasenloch von Amia entspricht. Das hintere Nasenloch liegt weit vom vorderen entfernt an der hinteren lateralen Ecke des mit *Na* bezeichneten Knochens. Die Deutung der eben beschriebenen Knochenplatten ist nicht schwer. Die beiden hinteren medialen Hautknochen entsprechen in der Lage vor den Frontalia und medial und über der Nasengrube den Ossa nasalia der Knochenfische. Es ist noch eine andere Beziehung dieser Knochen, die diese Deutung stützt. Nämlich die Beziehung zu den Schleimkanälen des Kopfes[1]. Bei Teleostiern beginnt der vordere im Os frontale eingebettete Arm des Schleimkanals mit einer Öffnung, die medial von dem vorderen Nasenloche gelegen ist. Er verläuft im Os nasale nach hinten und dann weiter durch das Frontale, in welchem er mehrere Seitenäste abgiebt. Genau dieselben Beziehungen wie zum Nasale der Teleostier hat dieser Theil des Schleimkanals zu den fraglichen Knochen von Amia, wie Fig. 1 lehrt.

Auch für die Bestimmung der beiden lateralen Knochen können die Schleimkanäle benutzt werden. Der Hauptarm des in demselben eingebetteten Schleimkanals setzt sich in den Kanal des Suborbitalbogens fort und nur ein schwacher Nebenarm anastomosirt mit dem Schleimkanal des Frontale. Durch dieses Verhalten charakterisirt sich der erwähnte Knochen als das erste etwas aus der Reihe gerückte Stück des Suborbitalbogens, das Antorbitale.

Das mittlere unpaare Stück lässt sich ebenfalls nicht schwer deuten. Es ist als ein rudimentär gewordenes Ethmoid aufzufassen, das in Folge der starken Entwicklung der Nasalia die gewöhnliche Verbindung mit den Frontalia aufgegeben hat. So ist es auch von Bridge aufgefasst worden und in der That kann man es kaum

[1] Wie ich schon hier erwähnen will, ist auf die Beziehung der Schleimkanäle zu den Knochen des Cranium bisher fast gar nicht geachtet worden, und doch verdienen sie ein genaueres Studium, da diese Beziehungen sehr konstante sind und in fraglichen Fällen zur Bestimmung zweifelhafter Homologien benutzt werden können.

anders deuten, wenn man nicht die ganz unwahrscheinliche Annahme machen will, dass bei Amia das sonst sehr konstante Ethmoid vollständig fehlt, und dass diesem Fisch ein eigener, sämmtlichen übrigen Fischen abgehender Praenasalknochen zukommt. Völlig sicher gestellt wird unsere Deutung durch den Befund bei Polypterus, der einen vollkommen ähnlichen Knochen besitzt, der sich aber mit zwei schmalen Fortsätzen der Frontalia, welche zwischen die Nasalia eindringen, verbindet[1].

Alle eben beschriebenen Knochen der Schädeldecke sind mit einziger Ausnahme des Praefrontale von einem System von Schleimkanälen durchzogen, welches einer näheren Betrachtung werth ist (vgl. Fig. 1).

Wie oben erwähnt, beginnt ein starker Schleimkanal medial vom vorderen Nasenloch und verläuft zuerst im Nasale, dann durch die ganze Länge des Frontale und schließt im vordersten Theil des Parietale, an dessen Oberfläche er ausmündet.

Vorn ist der rechte und linke Kanal durch eine transversale Anastomose, welche das Ethmoid durchsetzt, mit einander verbunden. Während seines Verlaufes durch den hinteren Abschnitt der Frontale giebt der eben beschriebene Schleimkanal einen lateral gerichteten Ast ab, welcher das Postfrontale durchsetzt und in die Knochen des Orbitalbogens eingelagert das Auge umkreist, zum Praeorbitale gelangt und lateral vom vorderen Nasenloche ausmündet.

Von dem zum Orbitalbogen ziehenden Schleimkanal nimmt ein anderer seinen Ursprung, der im Frontale beginnend, durch die ganze Länge des Squamosum verläuft und dann in das Extrascapulare und das Suprascapulare tritt. Nachdem er noch das Supraclaviculare durchsetzt hat, zieht er als Kanal der Seitenlinie bis zur Schwanzspitze. Die beiderseitigen eben beschriebenen Kanäle werden durch eine in der Substanz der Extrascapularia eingebettete Queranastomose mit einander verbunden. Während des Verlaufes durch das Squamosum entspringt von diesem Kanal ein lateral gerichteter Ast, der in das Praeopercnlum tritt, dasselbe der ganzen Länge nach durchsetzt und dann in dem Unterkiefer weiter nach vorn verläuft um an der Symphyse desselben sich mit seinem Gegenstücke zu verbinden. Alle diese Schleimkanäle geben sehr zahlreiche in mehreren Längsreihen angeordnete Seitenkanälchen ab, die an der Oberfläche des Kopfes mit feinen Öffnungen ausmünden.

[1] Cf. die Abbildung bei Müller, Bau und Grenzen der Ganoiden. Taf. I Fig. 1.

Durch ihre ganz oberflächliche Lage, durch die eigenthümliche Skulptur der Oberfläche und durch den Besitz von Schleimkanälen charakterisiren sich die eben beschriebenen Knochen als unzweifelhafte Ossifikationen der Cutis, als Hautknochen. Bei einem Versuch diese Hautknochen zu entfernen überzeugt man sich, dass ihre Beziehungen zu dem Primordialcranium sehr verschieden sind.

Das Ethmoid, die Nasalia, die Praeorbitalia[1] treten mit demselben gar nicht in Kontakt, sind vielmehr in ihrer ganzen Ausdehnung durch Weichtheile von ihm getrennt. Bei der Untersuchung von mikroskopischen Querschnitten durch einen dieser Knochen (als Beispiel sei das Extrascapulare gewählt) kann man eine oberflächliche Schicht von einer tiefen unterscheiden. Letztere besteht aus Knochenlamellen, die parallel der Knochenfläche geschichtet sind und die von anderen koncentrisch um die Haversischen Kanäle angeordneten durchbrochen werden. Diese tiefere Knochenschicht führt eine gute Anzahl von weiten Haversischen Kanälen und enthält ziemlich zahlreiche Knochenkörperchen. Die oberflächliche Schicht der Hautknochen zeichnet sich der vorigen gegenüber durch ein viel dichteres Gefüge, durch geringe Anzahl von Haversischen Kanälen, durch fast völligen Mangel von Knochenkörperchen, und, was das Wichtigste ist, durch das Vorhandensein von zahlreichen sehr feinen von der Knochenoberfläche aus eindringenden Dentinröhrchen. Doch darf man sich, wie ich ausdrücklich hervorheben will, die Grenze zwischen diesen beiden Schichten als keine scharfe vorstellen.

Innigere Beziehungen zum Primordialschädel kommen den Frontalia, den Parietalia und den Squamosa zu. Diese liegen zum Theil der knorpeligen Schädeldecke fest auf und sind von derselben nur durch eine dünne Lage von Bindegewebe getrennt. Ihre histologische Beschaffenheit erinnert sehr an die Knochen der ersten Gruppe. Auch an ihnen lassen sich die zwei dort unterschiedenen Schichten erkennen, nur ist die untere viel mächtiger entwickelt und in viel reichlicherem Maße mit Haversischen Kanälen versorgt, so dass sie eine fast spongiöse Beschaffenheit hat. Von dem unterliegenden Knorpel sind sie, wie erwähnt, durch eine dünne, zahlreiche Gefäße und Pigmentzellen führende Bindegewebsschicht getrennt.

Endlich stellen die Postfrontalia und die Praefrontalia wirkliche »primäre« Ossifikationen des Primordialcranium vor, die sich ohne

[1] Ähnlich verhalten sich auch die Extrascapularia, die Suprascapularia und die Supraclavicularia.

Verletzung desselben nicht entfernen lassen und die nur durch ihre oberflächliche Lage, durch ihre Skulptur, die ersteren auch durch den Besitz von Schleimkanälen, an die ursprüngliche Genese als Hautknochen gemahnen. Der Befund, den diese beiden Knochen bei Amia bieten, ist so ungewöhnlich und entspricht so wenig der landläufigen Vorstellung von dem specifischen Unterschied zwischen Hautknochen und gewöhnlichen Ossifikationen des Primordialskelets, dass es ganz leicht verständlich ist, wie BRIDGE dazu geführt wurde, jeden dieser Knochen in zwei Komponenten zu zerlegen und wirkliche, den gleichnamigen Knochen der Teleostier entsprechende Prae- und Postfrontalia und dieselben bedeckende »Dermoprae- und postfrontalia« zu unterscheiden. Eine unbefangene Prüfung lehrt sofort, dass die Darstellung von BRIDGE dem wirklichen Sachverhalte nicht entspricht. Die an der Schädeloberfläche sichtbaren Platten dieser Knochen bestehen allerdings, eben so wie die äußere Schicht aller anderen Hautknochen, aus einer kompakten sehr harten Knochensubstanz, während die tiefer gelegenen Theile mehr spongiös sind, doch ist der Übergang ein ganz allmählicher, und es lässt sich die obere Platte nicht entfernen ohne den Knochen zu zerbrechen.

Es liegt hier der seltene, bis jetzt fast stets angezweifelte Fall vor, dass Knochen, die an ihrer Oberfläche sämmtliche Kennzeichen von Hautossifikationen tragen, mit ihren tiefer gelegenen Theilen Beziehungen zum Primordialskelet gewonnen haben und somit zu gleicher Zeit »Hautknochen« und »primäre Knochen« sind.

Eine andere Gruppe von Knochen ist, zum Theil ebenfalls ohne Präparation, von der Mundhöhle aus sichtbar. An der Decke derselben liegt in der Medianlinie ein langgestreckter Knochenstreif, der dem Parasphenoid angehört und der über und über mit sehr kleinen konischen fest angewachsenen Zähnchen bedeckt ist[1]. Zwischen diesen Zähnchen ist der Knochen von einer sehr dünnen nur bei aufmerksamer Betrachtung sichtbaren Schleimhaut bedeckt.

Nach vorn von diesem medianen Knochenstreifen sitzt jederseits ein Haufen circa 17—22 von starken konischen Zähnen, der dem

[1] Wenn BRIDGE von Rauhigkeiten asperities des Parasphenoid spricht, so ist das zu wenig. Die Rauhigkeiten sind eben typisch gebaute Dentinzähne, wie schon FRANQUE gewusst hat.

Vomer angehört. Da die Zwischenräume zwischen diesen Zähnen von einer dicken Schleimhaut ausgefüllt werden, so ist von dem Knochen selbst bei der äußeren Betrachtung nichts zu sehen. Ähnliche mit feinen Zähnchen besetzte Knochentafeln, wie die eben beschriebene des Parasphenoid, gehören dem Palatinum, den drei Pterygoidea und dem Spleniale des Unterkiefers an. Nach den schönen Untersuchungen von Leydig[1] und O. Hertwig[2] bedarf es wohl kaum noch einer besonderen Motivirung, wenn ich das Parasphenoid und den Vomer als Ossifikationen der Mundschleimhaut den Cutisverknöcherungen und den genuinen Ossifikationen des Schädels gegenüberstelle.

Von ganz besonderer Bedeutung erscheint mir in dieser Hinsicht der Befund bei Polypterus, bei welchem, nach Leydig's Entdeckung, alle diese Knochen der Mundhöhle einzig und allein von dem Epithel derselben bedeckt werden. In dieser Beziehung bildet Amia, bei welcher diese Ossifikationen unter dem Epithel noch von einer dünnen Lage von Bindegewebe überzogen werden, einen vortrefflichen Übergang zu den meisten Knochenfischen, deren Parasphenoid und Vomer unter der dicken Mundschleimhaut verborgen sind.

Nach der Präparation des Cranium bekommt man das Parasphenoid und den paarigen Vomer vollkommen zu Gesicht.

Das Parasphenoid (Fig. 2 *Ps*) ist ein flacher Knochen, der die Gestalt eines Kreuzes hat. Sein Stock erstreckt sich von dem hintersten Ende des Schädels bis zu den Antorbitalfortsätzen und giebt ziemlich genau in der Mitte zwei Arme ab, die sich lateral und nach oben längs der Postorbitalfortsätze erstrecken und die hintere Begrenzung der Orbita bilden. An seinem hintersten Ende ist das Parasphenoid tief ausgeschnitten und lässt daher bei der Betrachtung von unten ein kleines dreieckiges, dem Basioccipitale gehöriges Stück der Schädelbasis sichtbar werden. In der Mitte zwischen den beiden Armen ist der zähnetragende Theil dieses Knochens gelegen, der sich bei verschiedenen Individuen sehr verschieden weit nach hinten und nach vorn erstreckt.

Vor dem Parasphenoid liegen die beiden in der Mittellinie zusammenstoßenden Vomerknochen (Fig. 2 *V*). Es sind flache, längliche Knochenplatten, deren vorderes Drittel die starken Zähne

[1] Leydig, Beitrag z. mikroskop. Anatomie v. Polypterus. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. V.

[2] O. Hertwig, Das Zahnsystem der Amphibien, Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI. Suppl.

trägt. Ihr hinterer Abschnitt bedeckt das vorderste Stück des Parasphenoid von unten.

Wenn die Anschauung richtig ist, nach welcher das Parasphenoid ursprünglich in seiner ganzen Ausdehnung noch Zähne getragen hat, und es sind zu Gunsten derselben so viele Thatsachen beigebracht, dass an ihrer Richtigkeit kaum gezweifelt werden kann, so muss die theilweise Bedeckung dieses Knochens durch den Vomer etwas Sekundäres sein. In der That kann, wenn man den Befund bei Amia, die einen paarigen Vomer besitzt, mit dem bei Knochenfischen, deren Vomer bekanntlich ausnahmslos unpaar ist, vergleicht, kaum ein Zweifel bestehen, dass Amia das primitive Verhalten repräsentirt. Ganz abgesehen von den Argumenten, die aus der ganzen Stellung von Amia gegenüber den Knochenfischen, und aus dem Umstande, dass die Spaltung eines Knochens in mehrere Stücke ein mythischer Vorgang ist, vorgebracht werden können, ist von Walther[1] der positive Nachweis geliefert worden, dass das Pflugscharbein des Hechtes paarig angelegt wird. Doch ist die Lage der Vomerknochen bei Amia auch schon nicht mehr die ursprüngliche und müssen wir, um alle Schwierigkeiten zu beseitigen, annehmen, dass bei noch primitiveren Formen diese beiden Knochen weit von der Mittellinie entfernt zu beiden Seiten des vorderen Endes des Parasphenoid gelegen haben, wie bei vielen jetzt lebenden Amphibien. Diese unabweisbare Folgerung zusammengehalten mit dem Umstande, dass die Vomerzähne der Fische mit den Palatinzähnen in einer Reihe liegen, und mit ihnen einen Bogen bilden, lässt sogar die Vermuthung aufkommen, dass die Vomerknochen der Fische ursprünglich die vordersten Belegknochen des Palatinbogens vorstellten, so wie es von Hertwig für die Amphibien nachgewiesen wurde.

Zu den »Deckknochen« des Schädels gehört bei Amia noch ein Knochen, der sonst gewöhnlich keine näheren Beziehungen zum Primordialcranium zu gewinnen pflegt. Es ist dieses der Zwischenkiefer (Fig. 1 u. 5 *Im*). Von dem hinteren Rande des bogenförmigen, verdickten Alveolartheils dieses Knochens erstreckt sich nämlich dem knorpeligen Boden der Nasenhöhlen aufliegend eine dünne Knochenplatte weit nach hinten bis in die Gegend der Antorbitalfortsätze. Im hinteren Theil der Nasengrube ist diese Knochenplatte mit einer großen für den Durchschnitt des Olfactorius bestimmten Öffnung versehen (Fig. 5 *ol*).

[1] J. Walther, Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XVI. 1882.

Die knorpelige Decke des Primordialcranium von Amia ist in vollem Umfange erhalten und lässt keine Spur von Fenstern oder Lücken erkennen. Sie hat die Gestalt eines langgestreckten, vorn abgestutzten Dreiecks, ist im Allgemeinen plan, nur an den hinteren lateralen Ecken mit grubigen Eindrücken ausgestattet und lässt eine Anzahl vorspringender, meist mit Ossifikationen versehener Fortsätze unterscheiden.

Die beiden vordersten Fortsätze sind die Antorbitalfortsätze Fig. 5) mit ihren schon besprochenen Ossifikationen, den Praefrontalia. Etwa in der Mitte der Schädeldecke springt lateral jederseits der Postorbitalfortsatz vor, mit seiner ebenfalls schon beschriebenen durch das Postfrontale gebildeten Ossifikation (Fig. 5).

Die hintere laterale stark vorspringende Ecke des Primordialschädels wird von dem Intercalare (Opisthoticum) eingenommen (Fig. 5 *Ic*). Medial von dieser durch das Intercalare gebildeten Ecke erhebt sich jederseits ein etwas weniger nach hinten vorragender Vorsprung, welcher dem Exoccipitale angehört (Fig. 5 *Ex*). Zwischen den durch die Intercalaria und die Exoccipitalia gebildeten Vorsprüngen liegen starke Einsenkungen der Schädeldecke, die sich weit nach vorn bis in die Gegend der Postfrontalia erstrecken (Fig. 5).

Da die an der entsprechenden Stelle liegenden Hautknochen, das Squamosum und der laterale Rand des Parietale sich brückenartig über diese Einsenkung hinüber spannen, so entsteht zwischen dem Primordialcranium und den Deckknochen desselben eine nach hinten offene Höhlung (Fig. 4 *Th*), in welche eine Portion des am Hinterhaupte sich ansetzenden dorsalen Seitenrumpfmuskels sich hineinerstreckt. Diese Höhlung, die bei der Gestaltung des Schädels der Teleostier eine große Rolle spielt, will ich als Temporalhöhle bezeichnen[1].

[1] Es ist hier der passende Ort um das Verhalten des Os squamosum zum Primordialcranium etwas näher ins Auge zu fassen. Dieser Knochen liegt nur mit seinem lateralen Rande der nach oben und lateral gerichteten Kante des Primordialschädels, welche die laterale Begrenzung der Temporalhöhle bildet, auf; im Übrigen ist er durch den sich in die Temporalhöhle erstreckenden Theil des Seitenrumpfmuskels von der knorpeligen Schädeldecke getrennt. Obgleich nun, wie schon früher erwähnt, das Squamosum von Amia ein Hautknochen ist, der dem Primordialcranium nur aufgelagert erscheint, so ist doch seine Entfernung ohne Verletzung des letzteren nicht möglich. Es beruht dieses auf folgendem Umstande. Von dem lateralen Rande des Knochens entspringen zwei nach unten und etwas medial gerichtete Knochenleisten, welche den zugeschärften Knorpelrand des Schädels zwingenartig zwischen sich nehmen. Die laterale Knochenleiste liegt der lateralen Fläche des Schädels an und erstreckt sich von

Hinten in der Mittellinie ragt ein kurzer knorpeliger Fortsatz vor (Fig. 5 *Co*), welcher genau die Stelle einnimmt, an der bei Teleostiern das Occipitale superius gelegen ist. Letztgenannter Knochen fehlt bei Amia, eben so wie bei den Sauroiden und bei Dipnoern. Von der hinteren Begrenzung senkt sich das Schädeldach nach unten und hinten und läuft schließlich in eine tubusartige Verlängerung des Schädels aus, die das verlängerte Mark und den vordersten Abschnitt des Rückenmarks beherbergt.

Die Occipitalregion[1] von Amia ist, wie ein Vergleich mit Knochenfischen lehrt, ganz auffallend in die Länge gestreckt und zwar betrifft diese Verlängerung, deren Ursache und Bedeutung erst später erörtert werden soll, hauptsächlich den hinter der Austrittsstelle des Vagus gelegenen Abschnitt.

Der Boden der Occipitalregion wird von dem Occipitale basilare eingenommen (Fig. 6 u. 7 *Ob*). Dieser Knochen hat die Gestalt einer Muschelschale, etwa von Cardium oder Pecten. Nach hinten ist er nach Art eines Wirbelkörpers gebaut und besitzt eine ziemlich flache konische Aushöhlung, in welche das vordere Ende der Chorda hineintritt. Der Rand dieser Aushöhlung ist durch starke Bandmassen mit dem ersten Wirbelkörper, dessen vordere Fläche leicht konvex erscheint, verbunden.

An die Seitenränder des Occipitale basilare schließen sich die Occipitalia lateralia an (Fig. 3 und 4 *Ol*). Diese beiden Knochen bilden den größten Theil der hinteren Fläche des Primordialcranium und betheiligen sich nur mit einem kleinen Abschnitt an den Seitenflächen desselben. In der Mittellinie über der Medulla oblongata vereinigen sie sich bei großen Exemplaren von Amia calva vermittels

---

dem Rande des Squamosum nach unten bis zum Hyomandibulargelenk. Die mediale Knochenleiste liegt in der Temporalhöhle. Dieses Verhalten ist in so fern von Bedeutung, als es gerade der laterale Rand des Squamosum ist, von dem aus bei Teleostiern die Verdrängung des Knorpels und die feste Verbindung dieses Knochens mit dem Primordialcranium ausgeht.

[1] Es scheint mir praktischer als vorderste Grenze der Occipitalregion bei Knochenganoiden und Teleostiern das Glossopharyngeusloch und den hinteren Rand des Os petrosum anzunehmen, und nicht, wie es Gegenbaur für Selachier gethan hat, das Vagusloch. Diese beiden Nerven haben nämlich bei den uns beschäftigenden Fischen die innigsten Beziehungen zu einander und können in seltenen Fällen sogar eine gemeinsame Austrittsöffnung besitzen, so dass die Zuzählung derselben zu verschiedenen Regionen sehr gezwungen sein würde. Überdies fallen bei der von mir vorgeschlagenen Abgrenzung die Grenzen der Regionen fast ausnahmslos mit Knochennähten zusammen und hat man daher nicht nöthig, einen Knochen zu verschiedenen Regionen zu zählen.

einer Naht mit einander; bei jüngeren Exemplaren sind sie in ihrer ganzen Ausdehnung durch einen Knorpelstreif getrennt. An der Artikulation mit dem oberen Bogen des ersten Wirbels haben sie keinen Theil, sondern sind von demselben durch zwei dem hinteren nach Art eines Wirbelkörpers gebildeten Abschnitt des Occip. basilare aufsitzende knöcherne Bogen getrennt, welche in jeder Beziehung den oberen Bogen der Wirbel entsprechen und die Occipitalbogen genannt werden sollen (Fig. 3 *Obg 1* u. *2*).

Der vordere Occipitalbogen wird von zwei dreieckigen über dem Rückenmark zusammenstoßenden Knochenplättchen gebildet, welchen oben ein unpaarer nach oben und hinten gerichteter länglicher Knochen durch Bandmasse angeheftet ist[1].

Der hintere Bogen ist ganz ähnlich gebildet, nur sind seine beiden Hälften von länglich viereckiger Gestalt und besitzen an ihrer hinteren Fläche eine kleine Gelenkfacette zur Artikulation mit dem Bogen des ersten Wirbels. Diesem Bogen sitzt ebenfalls ein nach oben und hinten gerichteter spitzer Knochen auf[2].

Die spitzen den Occipitalbogen aufsitzenden Knochen sind als Processus spinosi zu betrachten. Dabei will ich jedoch bemerken, dass man sie, da sie in einer Reihe mit den obersten Flossenträgern, die allerdings keine Flosse mehr stützen, liegen, eben so gut letzteren zurechnen könnte. Die Grenzen zwischen den Dornfortsätzen und den Flossenträgern sind eben bei Amia keine scharfen; und es liefert das Verhalten derselben bei dieser Form wieder den Beweis, dass diese Bildungen ursprünglich in genetischem Zusammenhang mit einander gestanden haben. Eine gute Abbildung dieser Verhältnisse hat Franque in Fig. 2 seiner bekannten Abhandlung geliefert.

Die Occipitalbogen von Amia bilden kein vereinzeltes Vorkommen, sondern sind bei den höheren, mit einem ossificirten Schädel versehenen Fischen, entweder als freie Bogen oder in verschiedener Weise redu-

---

[1] So finde ich das Verhalten bei älteren Exemplaren. Bei einem jüngeren Thiere, von dem die Abbildung stammt, besteht jede Hälfte des ersten Occipitalbogens aus drei diskreten Knochenstücken, einem unteren dreieckigen Stücke und aus zwei demselben aufsitzenden hinter einander gelagerten oberen Stücken. Eine Erklärung für dieses Verhalten zu finden, ist vor der Hand nicht möglich.

[2] An älteren Exemplaren von Amia verschmelzen die beiden spitzen Knochen zu einer Knochenplatte.

cirt und dem hinteren Ende des Schädels angeschlossen, allgemein vorhanden.

Bei Polypterus ist ein freier Occipitalbogen von Traquair beschrieben worden.

Auch Franque hat, wie es aus seiner kurzen und nicht ganz klaren Beschreibung hervorzugehen scheint, die Occipitalbogen von Amia gesehen, doch ist ihm die Bedeutung derselben vollkommen entgangen. Bridge erwähnt sie ebenfalls. Von anderen Autoren sind diese Gebilde hin und wieder bemerkt worden, ohne dass man bis jetzt auf ihr ganz typisches Vorkommen bei Knochenfischen Gewicht gelegt hätte.

Eben so wenig fehlt ein Occipitalbogen dem Lepidosteus, wie ich mich habe überzeugen können. Bei dem letztgenannten Sauroiden finde ich seine beiden Hälften synostotisch sowohl unter einander, als auch mit dem Occipitale basilare verbunden, so dass der letztere Knochen für sich allein die Begrenzung des Hinterhauptloches zu bilden scheint. Unter den Knochenfischen trifft man diskrete Occipitalbogen in schönster Ausbildung beim Hecht, bei den Salmoniden und Clupeiden an, doch lässt sich, wie schon jetzt hervorgehoben werden soll, der Nachweis liefern, dass ursprünglich alle Teleostier Occipitalbogen besessen haben.

Über dem Occipitale laterale und mit demselben an einer kleinen Stelle verbunden sitzt das konisch gestaltete Exoccipitale (Fig. 4 u. 5 *Ex*). Es bildet die mediale Begrenzung des Eingangs zur Temporalgrube und wird an seiner oberen Fläche zum Theil von dem hinteren Rande des Parietale überlagert.

Die hintere laterale Ecke des Primordialcranium wird von einem mächtig entwickelten Knochen eingenommen, den ich übereinstimmend mit Bridge nur für das Intercalare (Opisthoticum) halten kann (Fig. 2, 3 u. 5 *Ic*). Es ist ein ebenfalls konisch gestalteter Knochen, der oben von der hinteren lateralen Ecke des Squamosum überlagert wird, und der die laterale Begrenzung des Eingangs zur Temporalgrube bilden hilft. Mit dem Occipitale externum verbindet er sich nicht, sondern bleibt von demselben durch einen schmalen Knorpelstreifen, der am Boden der Temporalhöhle gelegen ist, getrennt. Nach hinten und unten grenzt er an das Occipitale laterale und bei einzelnen Individuen von Amia auch an das Occipitale basilare. Nach unten und vorn verbindet sich das Intercalare vermittels eines ganz schmalen Fortsatzes mit einem ihm entgegenkommenden Fortsatz des Petrosum. Der am meisten nach hinten vorragenden Spitze dieses Knochens

heftet sich, wie schon erwähnt, der untere Arm des Supraclaviculare durch ein starkes Band an. Nach unten grenzt das Intercalare an eine knorpelige, etwas nach außen vorgewölbte Stelle des Primordialcranium.

Den meisten Knochenfischen fehlt bekanntlich das Intercalare und bei der Minorität, welcher es noch zukommt, ist es mit einziger Ausnahme der Familie der Gadiden[1] schwach entwickelt. Doch lässt gerade ein Vergleich des Verhaltens bei Amia mit dem bei Gadiden gar keinen Zweifel darüber, dass der eben beschriebene Knochen wirklich das Intercalare ist, da der gleichnamige Knochen bei Gadiden genau dieselben topographischen Beziehungen zu den benachbarten Ossifikationen des Schädels, zum Suprascapulare und zu den Austrittsöffnungen des Vagus und des Glossopharyngeus besitzt.

Der am meisten nach vorn gelegene Nerv der Occipitalregion ist der Glossopharyngeus. Seine Austrittsöffnung liegt an der Stelle, wo das Intercalare, das Petrosum und der basal zwischen Occipitale basilare und Petrosum gelegene knorpelige Theil des Primordialcranium zusammenstoßen (Fig. 2 u. 3 *gph*). Gleich nach seinem Austritt theilt sich der Glossopharyngeus in die bekannten typischen zwei Äste, deren weiterer Verlauf für das vorliegende Thema kein Interesse besitzt.

Das Austrittsloch für den Vagus liegt weit entfernt von der Glossopharyngeusöffnung in der Naht zwischen dem Intercalare und dem Occipitale laterale, so dass der Rand der Austrittsöffnung von diesen beiden Knochen gebildet wird (Fig. 3 *vg*). Der Nerv selbst zeigt nach seinem Austritt im Wesentlichen dasselbe Verhalten, wie bei Teleostiern. Noch innerhalb der Schädelhöhle giebt der Vagus einen sehr dünnen Zweig ab, welcher nach oben aufsteigt, die knorpelige Schädeldecke unter dem Parietale durchbohrt und in den letztgenannten Knochen tritt, wahrscheinlich um dessen Schleimkanal zu versorgen. Diesen kleinen Zweig würde ich gar nicht erwähnt haben, wenn nicht bei vielen Teleostiern an derselben Stelle der sog. Ramus lateralis nervi trigemini, der bekanntlich Fasern vom Trigeminus und vom Vagus erhält, das Cranium verließe. Dass auch bei Amia dieser Nerv vermittels einer Anastomose Fasern von weiter nach vorn gelegenen Hirnnerven erhält, habe ich einmal kon-

[1] Man vergleiche die sorgfältige Beschreibung der Intercalare der Gadiden bei Vrolik, »Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostei«. Niederländ. Archiv f. Zoologie. Bd. I. 1873.

statiren können: doch war es mir in Folge des ungenügenden Erhaltungszustandes des untersuchten Exemplars nicht möglich zu eruiren, von welchem Nerv diese Anastomose abgegeben wird.

Während die Occipitalregion bei Selachiern[1] ihren Abschluss nach hinten mit dem Vagus erreicht, finden sich bei den mit ossificirten Schädeln versehenen Fischen ganz konstant, zwischen dem Vagus und dem ersten Spinalnerv mehrere nach dem Typus der Spinalnerven gebaute dem Hinterhaupte angehörige Nerven.

Amia, welche die größte bisher beobachtete Zahl von Occipitalnerven besitzt, lässt drei solche Nerven unterscheiden. Der vorderste dieser Nerven verlässt die Schädelhöhle durch eine feine in dem Occipitale laterale, nahe dessen hinterem Rande gelegene Öffnung (Fig. 3 *oc 1*). Er ist viel dünner als die beiden nachfolgenden Nerven und unterscheidet sich von denselben auch durch den Umstand, dass er nur mit einer ventralen Wurzel vom Rückenmark entspringt. Der nächstfolgende Nerv tritt mit einer dorsalen und einer ventralen Wurzel zwischen dem hinteren Rande des Occipitale laterale und dem vorderen Occipitalbogen aus (Fig. 3 *oc 2*). Gleich nach ihrem Austritt vereinigen sich beide Wurzeln zu dem gemeinsamen Stamme und zeigen somit in dieser Hinsicht vollkommen das Verhalten der Spinalnerven. Ganz ähnlich verhält sich auch der dritte Occipitalnerv, der zwischen dem vorderen und dem hinteren Occipitalbogen austritt (Fig. 3 *oc 3*). Der erste Spinalnerv von Amia verlässt den Rückenmarkskanal zwischen dem hinteren Occipitalbogen und dem oberen Bogen des ersten Wirbels und bietet nichts besonders Bemerkenswerthes.

Die drei Occipitalnerven legen sich an einander und laufen vor dem Schultergürtelbogen nach unten, um schließlich mit einander zu verschmelzen und zusammen mit dem Stamm des ersten Spinalnerven wahrscheinlich, eben so wie die entsprechenden Nerven der Teleostier, die zwischen dem Schultergürtel und dem Unterkiefer liegenden Muskeln zu versorgen. Mit Sicherheit konnte ich das nicht feststellen, da das von mir zur Untersuchung der Nerven benutzte Exemplar schon früher zu einer Präparation des Herzens und der großen Gefäße gedient hatte.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch ein Kanal erwähnt, dessen Funktion mir vollständig dunkel geblieben ist. Derselbe

[1] Selbstverständlich kommen nur solche Selachier hier in Betracht, deren Cranium überhaupt von der Wirbelsäule scharf abgesetzt ist.

beginnt an der Seitenfläche des wirbelartig gebildeten hinteren Abschnitts des Occipitale basilare, verläuft medial, biegt dann im rechten Winkel um und mündet an der unteren Fläche des Knochens zwischen den beiden hinteren Flügeln des Parasphenoid. Die beiden Ausmündungsöffnungen liegen ganz dicht bei einander, doch besitzen die beiderseitigen Kanäle keine Kommunikation mit einander, eben so fehlt jede Kommunikation mit dem Cavum cranii. Als Inhalt desselben fand ich faseriges Bindegewebe und dünnwandige starke Gefäße (Venen?) (Fig. 3, 6 u. 7 *cb*).

Der Umstand, dass dem Occipitale basilare diskrete obere Bogen aufsitzen, zwischen welchen nach dem Typus der Spinalnerven gebaute Nerven austreten, ist für die Beurtheilung der Schädel der höheren Fische von fundamentaler Bedeutung und lässt keine andere Deutung zu, als dass mit dem ursprünglichen Primordialcranium, das wir bei Selachiern am vollkommensten ausgebildet finden, noch mehrere Wirbel sammt den zu ihnen gehörigen Nerven verschmolzen sind.

Die Frage nach der Zahl der dem Cranium assimilirten Wirbel ist schwerer zu entscheiden. Bei Amia, welche in dieser Hinsicht unter allen von mir untersuchten Fischen mit ossificirten Schädeln das primitivste Verhalten besitzt, glaube ich Elemente von drei Wirbeln erkennen zu können. Dass die beiden Occipitalbogen mit ihren zugehörigen Nerven Reste von ursprünglich gesonderten Wirbeln vorstellen, darüber kann kein vernünftiger Zweifel bestehen und es kann nur die Frage sein, ob wir den ersten sehr schwach entwickelten und einer dorsalen Wurzel entbehrenden Occipitalnerven als einen reducirten Spinalnerven aufzufassen haben oder ob er eine andere Deutung zulässt.

Wenn der erste Occipitalnerv nicht als reducirter Spinalnerv aufzufassen ist, so kann man in ihm, da eine Neubildung von Nerven bei höheren Thieren absolut undenkbar ist, nur einen abgespaltenen und selbständig gewordenen Ast eines der beiden ihm zunächst gelegenen Nerven, also des Vagus oder des zweiten Occipitalnerven, erblicken. Nun ist der ganze Verlauf und die Verbreitung des ersten Occipitalnerven eine derartige, dass man an einen Vagusast gar nicht denken kann und somit nur die Möglichkeit übrig bleibt, dass er dem zweiten Occipitalnerven angehören könnte. Ein derartiges Selbständigwerden von Nervenästen kommt gerade bei Fischen vor und möchte ich in dieser Hinsicht nur an das Verhalten

der Spinalnerven bei Gadiden[1] und an das Verhalten des Ramus palatinus nervi facialis bei vielen Knochenfischen erinnern. Als bedingende Momente sind bei einer solchen Spaltung zwei Faktoren anzusehen. Erstens der Umstand, dass die von den beiden Nervenästen versorgten Endbezirke immer weiter und weiter sich von einander entfernen und zweitens die Tendenz eines jeden Nerven einen möglichst geraden Weg zu seinen Endorganen einzuschlagen. Diese beiden Ursachen bewirken schließlich eine Spaltung des Nerven bis zu seinem Ursprunge. Diese Spaltung muss somit am distalen Ende des Nerven beginnen und weiter proximal fortschreitend sich schließlich bis zur Ursprungstelle aus dem Centralnervensystem erstrecken. Gerade das Umgekehrte findet beim ersten Occipitalnerven statt: distal ist er mit dem zweiten Occipitalnerven verschmolzen und nur proximal von dem letzteren gesondert. Somit bleibt nur die Anschauung zu Recht bestehen, nach welcher dieser Nerv als ein zurückgebildeter diskreter Spinalnerv aufzufassen ist; und folgerichtig müssen wir bei Amia zum mindesten drei dem Cranium assimilirte Wirbel annehmen.

Es sei hier noch auf ein Detailverhältnis aufmerksam gemacht, das früher von mir nicht berücksichtigt wurde. Bei genauer Besichtigung des Occipitale laterale sieht man, dass der hinterste an den vorderen Occipitalbogen grenzende Theil dieses Knochens verdickt ist und sich dadurch scharf von dem übrigen Knochen abgrenzt. Der vordere Rand dieses verdickten Streifens grenzt unmittelbar an die feine Austrittsöffnung des ersten Occipitalnerven, und somit entspricht diese verdickte Partie des Knochens sowohl ihrer Form als auch ihrer Lage nach genau einem dritten vordersten mit den Occipitalia lateralia verschmolzenen halben Occipitalbogen.

Nachdem nun der Nachweis erbracht ist, dass ursprünglich diskrete Wirbel dem Schädel angeschlossen worden sind, lässt sich auch eine Deutung für gewisse an der unteren Fläche des Occipitale basilare sichtbare Bildungen geben, die früher von mir nicht erwähnt worden sind, da sie unverständlich geblieben wären. Zwischen den beiden hinteren Schenkeln des Parasphenoid, dicht hinter den beiden unteren Mündungen der oben beschriebenen Gefäßkanäle, welche das Occipitale basilare durchsetzen, sieht man zwei Knorpelstückchen, die dem Knochen nur ganz oberflächlich aufliegen Fig. 2 u. 6 *x*). Bei Betrachtung der Wirbelsäule dieses Fisches

[1] Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische. pag. 119.

von unten kann man sich überzeugen, dass ganz ähnliche Knorpelstreifen jedem Wirbelkörper zukommen; und zwar dringen diese Knorpel bei jüngeren Individuen tief in das Innere der Wirbelkörper hinein, während ältere Exemplare nur ganz dünne, den Wirbeln oberflächlich anliegende Knorpelstreifen erkennen lassen.

Ohne weiter auf die Deutung dieser knorpeligen Gebilde einzugehen, die nur durch eine sorgfältige Vergleichung der Wirbelsäule von Amia mit der von anderen Fischen gegeben werden könnte, glaube ich doch auf die auffallende bis in die Details reichende Ähnlichkeit des hinteren Theils des Occipitale basilare mit einem Wirbelkörper aufmerksam machen zu müssen.

Um Alles zusammenzufassen, so lassen sich in der Hinterhauptregion von Amia calva Elemente von drei derselben assimilirten Wirbeln nachweisen, deren individuelle Selbständigkeit von hinten nach vorn immer mehr abnimmt. Der Körper des hintersten Wirbels, eben so wie derjenige der beiden anderen Wirbel, ist mit dem Occipitale basilare verschmolzen, doch lässt dieser Knochen gerade in seinem hintersten Abschnitt deutliche Anklänge an einen Wirbelkörper erkennen. Der obere Bogen dieses Wirbels ist von dem oberen Bogen eines Rumpfwirbels nicht zu unterscheiden und besitzt auch einen gut ausgebildeten Dornfortsatz; der zugehörige Nerv trägt alle Charaktere eines typischen Spinalnerven. Der mittlere dem Cranium einverleibte Wirbel verhält sich ganz ähnlich; nur dass sein oberer Bogen breiter geworden ist und sich dem Cranium inniger angeschlossen hat. Am weitesten ist die Reduktion und Assimilation am vordersten Wirbel gediehen. Die beiden Hälften seines oberen Bogens sind mit den Occipitalia lateralia verschmolzen und der zu ihm gehörige Spinalnerv stellt einen schwachen, nur mit einer ventralen Wurzel entspringenden Nerv vor. Dieser rudimentäre Nerv ist überhaupt das einzige sichere Anzeichen des sonst vollständig dem Schädel assimilirten vordersten Wirbels und wenn man sich vorstellt, dass der Nerv sich ganz zurückbildete, oder mit dem zweiten Occipitalnerven verschmölze, so hätten wir gar kein Kriterium mehr für die ursprüngliche Existenz dieses Wirbels. Es ist das in so fern von Belang, als es die Möglichkeit setzt, dass vor diesem noch in seinen letzten Spuren nachweisbaren Wirbel noch andere bestanden haben, die jedoch dem Cranium vollständig und ununterscheidbar assimilirt sind. Die von mir angenommene Zahl von drei mit dem Schädel verschmolzenen Wirbeln, kann somit nur eine Minimalzahl sein und es soll die Möglichkeit, dass die ursprüngliche

Zahl dieser Wirbel eine größere gewesen ist durchaus nicht ausgeschlossen werden.

Es bedarf wohl kaum der besonderen Erwähnung, dass die von mir soeben erörterten Thatsachen mit der Frage nach der Zusammensetzung des primordialen Cranium aus homodynamen Bestandtheilen, der sog. Wirbeltheorie des Schädels, gar nichts zu thun haben. Die Bildung des Primordialcranium ist schon bei Selachiern, — ja vielleicht schon bei Cyclostomen. — vollkommen abgeschlossen und es kam mir, die Frage, ob überhaupt und wie viele Metameren in diesen Schädeln enthalten sind, ganz bei Seite setzend, nur darauf an, zu konstatiren, dass zwischen dem Schädel der Selachier und demjenigen der höheren Fische keine komplete Homologie besteht. Das Cranium der höheren Fische entspricht dem Cranium der Selachier plus einigen (zum mindesten drei) der vordersten Wirbel.

Eben so möchte ich noch ausdrücklich hervorheben, dass der eben geführte Nachweis nur für die höheren Fische gelten soll, und dass jeder Versuch, ein gleiches Verhalten auch für die übrigen höher organisirten Wirbelthiere anzunehmen, zum mindesten als verfrüht gelten müsste. Ich würde dieses nicht besonders erwähnt haben, wenn nicht in der neuesten Zeit Versuche gemacht worden wären den Nachweis zu führen, dass der Atlas der Amnioten im Cranium der Amphibien stecke. Stöhr[1] hat zuerst die interessante Entdeckung gemacht, dass der sog. Processus odontoideus der Amphibien nichts weiter ist, als die verknorpelnde und später vom ersten Wirbel aus verknöchernde Schädelchorda und Wiedersheim[2] hat auf diesen Befund hin die durch nichts motivirte Behauptung aufgestellt, dass der Atlas der Amnioten im Occipitaltheil des Schädels der Amphibien zu suchen sei, und dass in Folge dessen der erste Wirbel derselben dem Epistropheus entspreche.

Wenn man berücksichtigt, dass das Verhalten der Nerven der Hinterhauptregion und der ersten Spinalnerven bei Selachiern und

---

[1] Ph. Stöhr, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 33. 1880.

[2] Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere pag. 60. Es ist nicht uninteressant, dass Albrecht (Zoolog. Anzeiger 1880 Nr. 64 und 65 auf diesen selben Befund hin den entgegengesetzten Schluss zieht und den ersten Wirbel der Amphibien für seinen imaginären vor dem Atlas gelegenen »Proatlas« erklärt und den Processus odontoideus der Amphibien für das vom Cranium abgelöste Occipitale basilare.

bei Amphibien, zum mindesten den Urodelen, das gleiche ist, dass bei beiden der Vagus der letzte Gehirnnerv ist, dass ferner die ganze Occipitalregion der Amphibien außerordentlich reducirt erscheint, so scheinen mir gewichtige Gründe gegen die Annahme eines besonderen dem Schädel der Amphibien angeschlossenen Wirbels zu sprechen und glaubte ich vielmehr, dass eine komplete Homologie der Selachier und des Amphibienschädels angenommen werden muss. Wiedersheim's Ansicht hat ihren Ursprung in einer einseitigen Vergleichung der Organisationsverhältnisse der Amphibien mit der der Amnioten. Die jetzt lebenden Amphibien bilden, was die Verhältnisse des Cranium betrifft, eine für sich abgeschlossene Gruppe, deren Organisation zwar nach unten hin zu den Dipnoern und Selachiern gewisse Anschlüsse erkennen lässt, jedoch nach oben hin zu den Amnioten nicht fortgesetzt wird. Wenn man daher folgerichtig auf einen direkten Vergleich des Schädels der Amphibien mit dem der Amnioten verzichtet, so scheint mir eine phylogenetische Interpretation der von Stöhr entdeckten ontogenetischen Thatsachen nicht schwer zu sein. Bei allen Fischen und namentlich bei Selachiern erstreckt sich ein kegelförmig zugespitztes Stück der Chorda in den Occipitaltheil des Schädels hinein und man braucht sich nur vorzustellen, dass diese Schädelchorda knorpelig umgewandelt wird und sodann vom ersten Wirbel aus verknöchert, um genau dieselben Verhältnisse zu erhalten, wie sie bei Amphibien bestehen. Freilich ist dann der Processus odontoideus der Amphibien dem gleichnamigen Fortsatz bei Amnioten nicht homolog, sondern stellt nur eine analoge Bildung vor; doch scheint mir die Annahme einer Homologie gar nicht einmal wahrscheinlich zu sein, da es sich ganz leicht nachweisen lässt, dass die Bildung des Processus odontoideus der Amnioten aus dem Körper des Atlas erst in der Reihe der Reptilien beginnt[1]. Bei höheren Fischen ist es ein ganz gewöhnlicher Befund, dass die vordere Fläche des ersten Wirbels nicht ausgehöhlt sondern leicht konvex ist. Es scheint mir nun zwar unwahrscheinlich zu sein, dass die Verhältnisse bei Amphibien von diesen Bildungen bei Fischen sich direkt ableiten lassen; doch liegt hier ein Verhalten vor, das in Parallele gebracht werden kann mit dem der Amphibien.

Eine Erklärung für die sonderbare Thatsache, dass bei höheren Fischen diskrete Wirbel in die Hinterhauptregion aufgenommen

[1] Gegenbaur, Grundzüge der vergl. Anatomie, 2. Aufl. pag. 615.

werden, ist nicht schwer zu finden und glaube ich die Ursache für dieses Verhalten in der Art und Weise suchen zu dürfen, wie das Parasphenoid zuerst auftritt. Es ist von Hertwig der ausführlich begründete Nachweis geführt worden, dass sämmtliche Knochen der Mundhöhle von Zähnen abzuleiten sind, die mit ihren Sockeln zu Knochenplatten verschmolzen sind und dass das Parasphenoid, trotzdem es seltener, als die übrigen Knochen der Mundhöhle, zahntragend angetroffen wird, davon keine Ausnahme bildet. Wenn wir nun wissen, dass der Zahnbesatz bei Selachiern nicht auf die Mundhöhle beschränkt bleibt, sondern dass derselbe sich auch auf die Schleimhaut des Vorderdarms, so weit die Kiemenspalten reichen, also weit unter das vordere Ende der Wirbelsäule erstreckt, so hat die Annahme nichts Befremdendes, dass das Parasphenoid ursprünglich sich nicht auf die Basis cranii beschränkte, sondern nach hinten weit auf die Wirbelsäule übergriff. In der That begegnen wir dieser Lage des Parasphenoid bei den Fischen, bei welchen zuerst eine Knochenbildung auftritt, bei den Knorpelganoiden und bei den Dipnoern. Das Parasphenoid des Störs beschränkt sich bekanntlich nicht auf die Basis des eigentlichen Schädels, sondern erstreckt sich weit nach hinten auch auf die untere Fläche von circa 7 bis 8 Wirbeln. Ähnlich verhält sich nach Wiedersheim Protopterus und nach Günther Ceratodus, nur dass bei diesen Fischen die Zahl der vom Parasphenoid bedeckten Wirbel eine geringere ist. So müssen sich auch die direkten Vorfahren der jetzt lebenden Knochenganoiden und Teleostier verhalten haben. Nachdem nun das Parasphenoid seine ursprüngliche Funktion als zahntragende Platte der Mundhöhle aufgegeben hatte, hat eine Verkürzung desselben von hinten her stattgefunden und zu gleicher Zeit trat eine Reduktion und eine Einverleibung der demselben aufliegenden und mit dem Cranium schon unbeweglich verbundenen Wirbel in den Bestand des letzteren ein, ein Vorgang, dessen letzte Spuren noch bei den jetzt lebenden Knochenganoiden und Teleostiern nachzuweisen sind.

Die Grenzen der Labyrinthregion[1] von Amia werden nach hinten durch die Austrittsöffnung des Glossopharyngeus, nach vorn

[1] Die Bezeichnung Labyrinthregion ist für die zu beschreibende Region der Teleostier und Knochenganoiden nicht ganz zutreffend, da das Labyrinth dieser Fische gewöhnlich nicht auf diese Region beschränkt bleibt, vielmehr unter Umständen sämmtliche von mir zur Occipitalregion gerechneten Knochen zur Umschließung von Theilen derselben dienen können, und habe ich die Bezeichnung Labyrinthregion nur beibehalten, um keinen neuen Namen zu bilden.

durch den Postorbitalfortsatz und die hintere Begrenzung der Orbita gegeben. Sie bildet den Haupttheil der hinter der Orbita gelegenen Seitenwand des Schädels und enthält als Ossifikationen das Os petrosum und das Postfrontale.

Das Petrosum (Fig. 2, 3 und 6 *Pe*) ist ein annähernd kreisförmiger Knochen, der sich, wie schon erwähnt, hinten und oben mit einer kleinen Stelle seiner Peripherie durch eine Zackennaht mit dem Intercalare verbindet. Von den anderen ihn umgebenden Knochen, dem Occipitale basilare nach hinten, dem Squamosum lateral und nach oben, dem Postfrontale nach oben und vorn, dem Alisphenoid nach vorn und seinem Gegenstücke medial und nach unten, ist er überall durch breite Knorpelstreifen getrennt. Über dem Petrosum liegt die langgestreckte, flache, von vorn nach hinten aufsteigende Gelenkpfanne für das Hyomandibulare (Fig. 2 u. 3 *hy*). Dieselbe besteht mit Ausnahme der hintersten obersten Ecke, die einen dünnen Knochenbeleg vom Squamosum erhält, ganz aus Knorpel.

Nach vorn und oben vom Petrosum liegt die Ossifikation des Postorbitalfortsatzes, das Postfrontale (Fig. 3 *Pf*). Dieser Knochen hat die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, deren Spitze lateral und nach oben sieht. Die obere Fläche desselben, welche alle Charaktere eines Hautknochens besitzt, ist schon früher ausführlich beschrieben worden; von den beiden anderen Flächen sieht die eine lateral und die andere hilft die hintere obere Begrenzung der Orbitalhöhle bilden. Die Ossifikation des Postfrontale reicht nicht durch die ganze Dicke der lateralen knorpeligen Schädelwand, sondern bleibt von der Schädelhöhle überall durch Knorpel getrennt. An der Grenze nun zwischen dem Knochen und dem Knorpel liegt ein Kanal, der am unteren Rande des Knochens an der lateralen Fläche des Schädels beginnt und oben in das vorderste Ende der Temporalgrube ausmündet. So weit ich mich überzeugen konnte, enthält er Gefäße, die für die Weichtheile der Temporalgrube bestimmt sind. Eine größere morphologische Bedeutung kommt diesem Kanal nicht zu und ich habe ihn bloß der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Nahe dem vorderen Rande besitzt das Petrosum zwei Öffnungen, eine obere größere für den Nervus facialis und die Jugularvene (Fig. 3 *fa*) und eine kleinere untere für die Carotis (Fig. 3 *ca*). Der Nervus facialis giebt noch innerhalb der Schädelhöhle einen Ast ab, welcher nach vorne zieht und am hinteren Rande der später zu besprechenden Fenestra optica in die Orbita tritt, um sodann längs des unteren lateralen Randes der Augenhöhle zu verlaufen

und die Schleimhaut der Mundhöhle zu versorgen. Dieser auch bei Teleostiern allgemein vorkommende Ast des Facialis ist stets für homolog erklärt worden dem Ramus palatinus der Selachier. Wenn man berücksichtigt, dass der Ramus palatinus der Selachier stets extracranial vom Facialis entspringt und extracranial gelagert nach vorn verläuft, während der gleichnamige Nerv bei Amia und bei Knochenfischen einen intracranialen Ursprung hat, so wird die Annahme einer Homologie zweifelhaft. Nur der positive, bis jetzt fehlende Nachweis, dass dieser Ast in der Reihe der Fische von der Außenfläche des Schädels ins Innere hineinrückt, würde die Annahme einer Homologie sicher stellen. Das Verhalten des Facialis nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle hat für die in dieser Arbeit verfolgten speciellen Zwecke kein weiteres Interesse.

Die Orbitalregion ist sehr scharf begrenzt. Die hintere Begrenzung ist bereits besprochen worden: nach vorn bildet der Antorbitalfortsatz mit seiner Ossifikation, dem Praefrontale, die Grenze gegen die Nasalregion. Die Orbitae von Amia sind ziemlich flache ovale Gruben, die in der Mittellinie durch eine nach vorn reichende Fortsetzung des Cavum cranii von einander getrennt werden (Fig. 9 und 10); von einem unpaaren knöchernen oder häutigen Interorbitalseptum, das bei Teleostiern in größter Verbreitung vorkommt, ist bei Amia keine Spur vorhanden.

Das Dach der Orbita wird nur zum geringsten Theile von einer knorpeligen lateral vorspringenden Leiste des Primordialschädels gebildet, die man wohl als den letzten Rest eines knorpeligen Orbitaldachs ansehen kann (Fig. 2 u. 6); den größten Antheil am Orbitaldach hat das Frontale. Ein Orbitalboden ist durch eine schwach ausgeprägte flügelförmige Leiste der Schädelbasis angedeutet, welcher unten das Parasphenoid angelagert ist (Fig. 9 u. 10). Das vordere Drittel der Orbitalwand ist ganz knorpelig[1], während die hinteren zwei Drittel zum Theil von zwei Ossifikationen eingenommen werden. Im hinteren Theil der Orbita liegt eine sehr große ovale, oben, hinten und vorn von gezakten Knochenrändern, unten von Knorpel begrenzte Öffnung, welche in die Schädelhöhle hinein-

[1] An einem großen Exemplar von Amia sah ich sowohl die laterale als auch die mediale gegen das Cavum cranii sehende Fläche dieses vorderen orbitalen Knorpels von einer oberflächlich gelegenen, dünnen, bräunlich gefärbten Schicht bedeckt, die auf den ersten Blick wie eine ganz dünne Knochenlamelle aussah. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass es sich hier nur um eine Verkalkung der oberflächlichen Knorpelschicht handelte.

führt (Fig. 2 u. 3 *O*). Hinten treten durch diese Öffnung der Opticus und einige andere Nerven aus dem Cranium heraus, und gelangen die Augenmuskeln in die Schädelhöhle: vorn ist sie durch eine starke bindegewebige Membran verschlossen. Schon bei Selachierschädeln kann man in vielen Fällen eine von der Peripherie des Opticusloches ausgehende Fenestration der Seitenwand des Cranium nachweisen, und es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, dass die eben beschriebene Öffnung bei Amia, als ein solches sehr vergrößertes Opticusfenster anzusehen ist. Auf der Grenze zwischen der Labyrinthregion und der Orbitalregion ist der knorpelige Boden der Schädelkapsel noch von einem kleinen Fenster durchbrochen, welches durch das Parasphenoid verdeckt wird und nur nach Entfernung dieses Knochens zu Tage tritt (Fig. 6 *fh*). Es entspricht dieses Fenster in seiner Lage der später zu beschreibenden Hypophysargrube im Cavum cranii und ist der langgestreckten durch das Parasphenoid geschlossenen Spalte im Boden des Augenmuskelkanals vieler Knochenfische zu vergleichen.

Die hintere Ossifikation der Orbitalregion, das Alisphenoid, hat die Gestalt eines Kreises, welcher unten und vorn einen Ausschnitt besitzt; dieser Ausschnitt wird durch die eben erwähnte Öffnung bedingt (Fig. 2 u. 3 *As*). Nahe seinem hinteren Rande wird das Alisphenoid von einer großen, runden, für den zweiten und dritten Trigeminusast bestimmten Öffnung durchbohrt. Nach oben und hinten verbindet sich das Alisphenoid bei großen Exemplaren von Amia mit dem Postfrontale: bei jüngeren Thieren ist es von dem letzteren durch eine schmale Knorpelzone getrennt. Nach vorn über dem Opticusfenster ist es an einer kleinen Stelle durch Naht mit dem Orbitosphenoid verbunden.

Vor dem Alisphenoid liegt das ebenfalls kreisförmig gestaltete, hinten und unten für das Opticusfenster ausgeschnittene Orbitosphenoid, über welches nichts weiter zu bemerken ist (Fig. 2 u. 3 *Os*).

Es scheint mir nicht uninteressant zu sein an dieser Stelle noch ausdrücklich auf die kreisförmigen Begrenzungen so vieler Ossifikationen des Primordialcranium von Amia aufmerksam zu machen. Diese Gestalt ist durch den Umstand bedingt, dass diese Ossifikationen frei in der knorpeligen Grundlage liegen und da sie nur an wenigen Stellen mit ihren Nachbarn in Berührung treten, ein ungehindertes gleichmäßig excentrisch fortschreitendes Wachsthum haben erhalten können. Auch in dieser Hinsicht hat Amia, gegenüber den Teleostiern, bei welchen die entsprechenden Knochen durch Abplattung

an ihren Berührungsstellen mit den Nachbarn mehr eckige Formen besitzen, ein primitives Verhalten bewahrt.

Der erste Trigeminusast tritt in die Wand des Primordialcranium etwa in der Höhe des vorderen Randes des Postfrontale und verläuft schräg nach vorn und lateral, um das Alisphenoid dicht über der großen für den zweiten und dritten Ast desselben Nerven bestimmten Öffnung zu verlassen (Fig. 2 u. 3 *tr*). Während seines Verlaufes innerhalb der Schädelwand entsendet er mehrere feine Zweige, die im Knorpel nach oben aufsteigen und an die Schleimkanäle der Knochen der Schädeldecke treten. In der Orbita besteht derselbe aus zwei parallel neben einander liegenden Stämmen, welche dicht unter der Decke derselben gelegen nach vorn verlaufen, um am vorderen Theil der Orbita zwischen der knorpeligen Decke des Primordialcranium und dem Os frontale zu der Nasengrube zu gelangen, die sie versorgen. Während seines ganzen Verlaufs durch die Orbita giebt er feine aufsteigende Zweige ab, welche zum Theil die oben beschriebene, als der letzte Rest eines knorpeligen Orbitaldachs gedeutete, lateral vorspringende Knorpelleiste durchbohren, zum Theil direkt an das Os frontale treten und sich sodann in den Schleimkanälen desselben vertheilen.

Der zweite und dritte Trigeminusast verlassen die Schädelhöhle durch die schon beschriebene Öffnung des Alisphenoid, und verzweigen sich, eben so wie die entsprechenden Nerven bei Teleostiern (Fig. 2, 3 u. 6 *Tr*).

Der Oculomotorius und der Trochlearis treten durch die hintere große Lücke der Orbitalregion aus, an deren hinterem Rande, und zwar der erstere unten, der zweite oben.

Zwischen diesen beiden Nerven liegt das Bündel der geraden Augenmuskeln, von welchen sich der Rectus externus noch eine Strecke weit in das Innere des Cranium erstreckt und die Veranlassung giebt zu einer beginnenden Bildung eines Augenmuskelkanals.

Dicht vor diesen Augenmuskeln, zum Theil noch zwischen ihnen eingelagert, verlässt der Opticus, welcher bei Amia, entsprechend der verhältnismäßig geringen Größe des Auges, ziemlich schwach ist, die Schädelhöhle. Mit dem Opticus zusammen tritt auch die bei Amia sehr starke Arteria ophthalmica zum Bulbus. Zwischen den letztgenannten Gebilden liegt ein starker bindegewebiger Strang, der am hinteren unteren Winkel der Augenhöhle entspringt und nahe der Opticuseintrittsstelle an den Bulbus inserirt. Dieser Strang entspricht in jeder Beziehung dem Augenträger der Selachier. In der

vorderen Ecke der Orbita, unter dem Praefrontale, inseriren sich die beiden Mm. obliqui.

Die nasale Region des Primordialschädels von Amia wird nach hinten von den Antorbitalfortsätzen begrenzt und hat die Gestalt einer dreieckigen Platte mit oberer mittlerer Crista.

Die ganze Region ist mit Ausnahme von zwei kleinen Ossifikationen knorpelig. Medial und vor den Antorbitalfortsätzen liegen an der unteren Fläche dieser Region zwei längliche Knorpelwülste, die zur Artikulation mit dem vorderen Ende des Palatinbogens dienen. An das vordere Ende dieser Wülste grenzt die Ossifikation der Nasalregion, das Septomaxillare (Fig. 3, 6 u. 8 *Sm*). Es ist dieses ein Knochenkern, welcher von dem unteren Rande des Olfactoriusloches bis zum lateralen Rande des praenasalen Knorpels reicht und mit welchem an letzter Stelle das Maxillare gelenkig verbunden ist. Dieser kleine Knochen wird von oben zum größten Theil von dem Zwischenkiefer bedeckt, und wird daher erst nach Wegnahme des letzteren sichtbar. Von Bridge ist dieser Knochen mit einer im Boden der Nasenkapsel des Frosches gelegenen Verknöcherung (dem Septomaxillare) für identisch erklärt worden; und obgleich ich diese angenommene Homologie zum mindesten für unwahrscheinlich halte, so wollte ich doch keinen neuen Namen einführen. Richtiger scheint es mir zu sein, wenn Bridge die Septomaxillaria von Amia mit den zwei bekannten kleinen am Ende des knorpeligen Rostrum des Hechtes gelegenen Ossifikationen in Zusammenhang bringt, mit denen sie allerdings in der Lage und den Beziehungen zu benachbarten Skelettheilen übereinstimmen.

Das Cavum cranii hat die Gestalt eines Eies, mit nach vorn gerichteter Spitze, das in der Gegend der Labyrinthregion zwei nischenartige, gegen die übrige Schädelhöhle scharf abgegrenzte Ausbuchtungen zur Bergung des Labyrinths besitzt. Wie bei den Selachiern und den meisten Ganoiden, so bildet es auch bei Amia einen Raum, der sich ununterbrochen vom Hinterhauptsloch bis an die Nasengruben erstreckt. Nicht alle an der Außenfläche sichtbaren Ossifikationen des Primordialcranium treten auch in der Schädelhöhle oder in den mit derselben verbundenen Räumen des Labyrinth zu Tage, vielmehr reicht eine ganze Anzahl derselben nicht durch die ganze Dicke der Schädelwand und bleibt daher durch eine Knorpellamelle vom Cavum cranii getrennt. In dieser Weise verhält sich das Exoccipitale, das Intercalare und das Post- und Praefrontale. Es bedarf wohl kaum der besonderen Erwähnung, dass auch das

Squamosum, welches bei den meisten Fischen zur Umschließung eines Stückes des äußeren Bogenganges verwandt wird, bei Amia, wo es ja, wie oben ausführlich besprochen ist, zeitlebens die Charaktere eines Deckknochens behält, von der Schädelhöhle aus nicht sichtbar ist.

Die Hinterhauptregion ist innerhalb des Cavum cranii nach vorn sehr scharf durch eine an der lateralen Wand von oben nach unten verlaufende theils knorpelige, theils membranöse, medial und nach vorn gerichtete Leiste, welche die hintere Wand der Labyrinthnische bildet, begrenzt. Der Boden dieser Region wird vom Occipitale basilare, die Seitenwände und zum größten Theile auch die Decke von den Occipitalia lateralia gebildet: der sich nach hinten anschließende, von den Occipitalbogen bedeckte Theil des Rückenmarkkanals liegt nicht in einer Flucht mit dem Boden der Schädelhöhle, sondern entspringt um ein gutes Stück höher an der hinteren Wand des Schädels, so dass ein nach hinten und unten blind geschlossener Schädelraum übrig bleibt, über welchen die Medulla oblongata und das vordere Ende des Rückenmarks hinüberziehen. Dieser Raum ist von dem bekannten interduralen, bei Teleostiern in weitester Verbreitung vorkommenden, lymphatischen Fettgewebe[1] erfüllt und beansprucht unser Interesse aus dem Grunde, weil es derselbe Raum ist, welcher in der Familie der Characiniden, Cyprinoiden, der Welse und Gymnotiden durch medial vorspringende und zusammenstoßende Leisten der Occipitalia lateralia von der übrigen Schädelhöhle abgegrenzt und zur Bildung des »Atrium sinus imparis«, welches vermittels des Weber'schen Apparates mit der Schwimmblase zusammenhängt, verwandt wird. Am vorderen Rande des Occipitale laterale ist das weite Vagusloch gelegen.

Die vordere Grenze der Labyrinthregion wird innerhalb der Schädelhöhle nach vorn von dem vorderen Rande des Petrosum gebildet, der mit der vorderen begrenzenden Leiste der Labyrinthnische nicht zusammenfällt, sondern ein wenig vor derselben verläuft. Die sehr komplicirt gebaute Labyrinthnische mit den Kanälen für die Bogengänge ist zum größten Theil knorpelig: nur nach unten und vorn wird ihre laterale Wand durch das Petrosum gebildet.

Durch eine von oben hinten nach unten vorn verlaufende medial vorspringende knorpelige Leiste wird die Labyrinthnische in

[1] Gewöhnlich wird dieses Fettgewebe der Fische für die Arachnoidea derselben gehalten. Eine genauere Begründung meiner abweichenden Ansicht behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor.

eine kleinere, vorn oben, und in eine größere, hinten unten gelegene Bucht zerlegt: die erstere beherbergt zum größten Theil den Utriculus, die zweite ist für den Sacculus mit dem Recessus cochlearis bestimmt. Die Sacculusbucht bildet, wie ich schon früher Gelegenheit hatte zu bemerken, an der lateralen Wand des Schädels eine ziemlich bedeutende Vorwölbung, die als erster Anfang der bei Teleostiern weit verbreiteten und bisweilen excessiv[1] entwickelten Bulla acustica zu betrachten ist.

An die Labyrinthnische schließen sich die, wie ich noch einmal hervorheben will, überall von Knorpel begrenzten, für die Bogengänge bestimmten Kanäle. Der vordere halbzirkelförmige Kanal beginnt am vorderen oberen Theil der Utriculusbucht, zieht lateral nach vorn und oben, biegt in der Nähe des Postfrontale angekommen um, verläuft dicht unter der knorpeligen Schädeldecke und durch dieselbe durchschimmernd nach hinten und medial, um mit einer Öffnung über der Labyrinthnische in das Cavum cranii auszumünden. Der äußere Canalis semicircularis nimmt seinen Ursprung von dem hinteren Theil der Utriculusbucht, verläuft lateral und nach hinten, schimmert dicht unter der Hyomandibularpfanne durch die knorpelige Seitenwand des Schädels durch, zieht dann nach hinten und medial, um an der hinteren Begrenzung der Sacculusbucht, gemeinschaftlich mit dem Ursprung des hinteren Kanals auszumünden. Während seines Verlaufs kommt der äußere Kanal dem Intercalare ziemlich nahe. Der Canalis semicircularis posterior beginnt, wie schon gesagt, am hinteren Rande der Sacculusbucht, verläuft lateral nach hinten und oben, kommt fast in unmittelbare Berührung mit dem Exoccipitale, biegt sodann um, zieht medial und nach vorn, und mündet dicht über der Labyrinthnische aus.

Das häutige Labyrinth von Amia kann kurz behandelt werden; so weit ich mich an den mir zur Verfügung stehenden, allerdings für eine subtilere Untersuchung nicht sehr geeigneten Exemplaren überzeugen konnte, entspricht es in seinem gröberen Bau vollkommen dem Labyrinth der Teleostier, wie wir es durch die schönen Untersuchungen von Hasse[2] kennen gelernt haben. Genauer beschrieben ist es von Retzius[3].

---

[1] Ganz außerordentlich entwickelt finde ich die Bullae acusticae bei Scopelus und Gonostoma.

[2] C. Hasse, Anatomische Studien. Th. X. Das Gehörorgan der Fische. Leipzig 1873.

[3] G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Th. I. Fische und Amphibien. pag. 35. Stockholm 1881.

Das Verhalten der Labyrinthhöhle zum Cavum cranii bei Amia calva gegenüber den Selachiern zeigt einen tiefgreifenden Unterschied. Während die Labyrinthhöhle bei den Selachiern von der Schädelhöhle vollkommen abgeschlossen erscheint, findet bei Amia und bei allen anderen Ganoiden und Teleostiern eine mehr oder minder breite Kommunikation zwischen diesen Höhlen statt. Es dürfte wohl kaum fehlgegriffen sein, wenn man die Ursachen zu dieser Verbindung beider Höhlen in der ganz unverhältnismäßigen Entwicklung und Volumentfaltung des Labyrinth bei höheren Fischen sucht, die schließlich zu einer Usur der medialen Begrenzungswand desselben geführt hat. Der Ausgangspunkt, für die Fenestration dieser Wand ist aller Wahrscheinlichkeit nach das Acusticusloch gewesen. Zu dieser Annahme berechtigt uns wenigstens die ganze Lage des Labyrinthfensters bei Amia, wo es in der That nichts weiter ist als eine große Fensterbildung um die Peripherie des Acusticuslochs, so wie auch der Umstand, dass Fenestrationen des Skelets im Allgemeinen mit Vorliebe von der Peripherie von Nervenöffnungen ausgehen, in welcher Beziehung ich nur an die verschiedenen Fensterbildungen, die an den Austrittsstellen der Hirnnerven bei Selachiern vorkommen, erinnern möchte.

Auch zwischen Amia und den Teleostiern bestehen, wie ich schon jetzt hervorheben will, bedeutende Unterschiede in dem Verhalten der Labyrinthhöhle. Die noch bedeutendere Volumentfaltung des Labyrinth bei Knochenfischen hat schließlich dazu geführt, dass die bei Amia noch sehr deutlich ausgeprägten begrenzenden Leisten der Labyrinthnische auf Spuren reducirt oder gar vollkommen verschwunden sind, und die Höhle des Vestibulum ununterscheidbar in den Bestand der Schädelhöhle aufgegangen ist; bei dieser Gelegenheit ist das Labyrinth aus seiner ursprünglichen Region weiter nach hinten herausgerückt und hat Theile, die der Occipitalregion angehören, zu seiner Bergung benutzt. Außerdem ist der vordere Bogengang, durch Reduktion der breiten Knorpelspange, die bei Amia denselben von der Schädelhöhle trennt, bei Teleostiern sehr häufig in die letztere zu liegen gekommen. Endlich liegt ein wichtiger Unterschied in dem Umstande, dass die fast rein knorpelige Begrenzung des Labyrinth bei Teleostiern zu einer größtentheils knöchernen umgewandelt worden ist.

Unterhalb und hinter der Facialisöffnung sendet das Petrosum eine horizontale Knochenlamelle ab, die sich in der Mittellinie mit der entsprechenden Lamelle der anderen Seite verbindet und einen nach

hinten geschlossenen Raum des Cavum cranii überdacht. Es ist das der hinterste knöcherne Theil des bei Amia größtentheils membranösen Augenmuskelkanals, dessen genaue Beschreibung später erfolgen soll.

Während die Grenzen der einzelnen Schädelregionen an der Schädeldecke kaum ausgeprägt erscheinen, findet zwischen der Labyrinth- und Orbitalregion im Innern des Schädels an der Decke desselben eine recht scharfe Abgrenzung statt und zwar durch eine nach unten gegen das Cavum cranii gerichtete, von einem Postorbitalfortsatz zum anderen ziehende schwache Leiste, an deren untere hintere Fläche, die vom Gehirn aufsteigende Epiphysis sich anlegt. Diese Epiphysarleiste der Schädeldecke findet sich ganz konstant bei allen Teleostiern und repräsentirt in einzelnen Fällen den einzig übriggebliebenen Theil der ursprünglichen Decke des Primordialschädels.

Die Frage nach den Bahnen, auf welchen die Schallwellen aus dem umgebenden Medium zum Labyrinth der Fische gelangen, ist bis jetzt noch niemals Gegenstand einer eingehenderen Erörterung gewesen. Und doch verdient diese Frage untersucht zu werden, weil eine ganze Anzahl von eigenthümlichen Bildungen am Schädel der Fische nur im Zusammenhang mit den Vorstellungen, die wir von den schallleitenden Bahnen haben, verständlich wird. Es bedarf keiner besonderen Erwähnung, dass der Beantwortung dieser Frage, da von einem Experiment natürlich nicht die Rede sein kann, nur durch genaue Untersuchung der topographischen Verhältnisse der Labyrinthregion des Fischkopfes und durch Feststellung der schallleitenden Bahnen nach rein physikalischen Grundsätzen näher getreten werden kann. Die jetzt allgemein herrschende Annahme ist, dass bei Fischen überhaupt keine speciellen Bahnen für die Schallleitung differenzirt wären, dass vielmehr eine ganz gleichmäßige Leitung durch die Knochen des Schädels, vor Allem durch die Knochen der Decke desselben, stattfinde. Besondere Hilfsapparate des Ohres, mit der Bestimmung, die Schallwellen mit möglichst geringem Verlust zum Labyrinth zu leiten, sollen erst in der Klasse der Amphibien auftreten. Das ist entschieden unrichtig. Schon eine flüchtige Betrachtung einer größeren Reihe von Fischen ergiebt die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme. Bei der größten Mehrzahl der Fische treten Knochen des Cranium an keiner Stelle mit dem äußeren umgebenden Medium in Berührung, sondern sind von demselben

durch außerordentlich schlechte Schallleiter, durch eine dicke, schwartige Haut und häufig sogar durch mächtige Muskellagen getrennt, so dass eine Leitung der Schallwellen direkt durch die Kopfknochen nur für eine verhältnismäßig sehr geringe Zahl von Fischen angenommen werden könnte: nämlich nur für diejenigen, deren Kopf von nackten oder nahezu nackten Knochenschildern bedeckt wird. Für die größte Mehrzahl der Fische muss eine Möglichkeit dieser allgemeinen Knochenleitung absolut ausgeschlossen werden, und haben wir uns nach anderen Bahnen umzusehen.

Eine solche Bahn hat Hasse[1] für die Familie der Clupeiden nachgewiesen. Er fand, dass der Theil der Gehörkapsel, welcher den Sacculus nach außen begrenzt, die Binnenwand der Kiemenhöhle bildet, und dass somit Schallwellen von der Kiemenhöhle aus den Sacculus direkt treffen können. Diese Beobachtungen sind richtig, nur hat Hasse sich darin geirrt, dass er die innigen Beziehungen des Labyrinth zur Kiemenhöhle für eine Eigenthümlichkeit der Clupeiden hielt, während dieselben der größten Mehrzahl der Knochenfische zukommen. Bei einer großen Zahl von Knochenfischen aus den verschiedensten Familien fand ich fast ausnahmslos, dass der vordere obere Zipfel der Kiemenhöhle der Labyrinthregion des Schädels dicht anliegt, und dass somit an dieser Stelle die in der Kiemenhöhle befindliche Wassermasse von der lateralen dünnen knöchernen oder knorpeligen Wand des Labyrinth nur durch eine dünne Schleimhaut getrennt wird. In den zahlreichen Fällen, in welchen der Sacculus mit seinem Otolithen stark entwickelt ist und eine lateral vorspringende Bulla am Schädel bildet, ragt diese Bulla fast ausnahmslos in die Kiemenhöhle hinein und kann in vielen Fällen mit großer Leichtigkeit von der Kiemenhöhle aus mit dem Finger gefühlt werden. Doch möchte ich ganz ausdrücklich hervorheben, dass es in den meisten Fällen nicht der Sacculus allein ist, der Beziehungen zur Kiemenhöhle gewinnt, sondern dass dieselben auch dem Utriculus zukommen, und dass es daher nicht zulässig ist, — wie Hasse es that —, anzunehmen, dass wir es hier mit einer speciell für den Sacculus bestimmten schallleitenden Bahn zu thun haben.

Auf die Detailverhältnisse in den Beziehungen des Labyrinth der Teleostier zur Kiemenhöhle kann jetzt noch nicht eingegangen

---

[1] C. Hasse, Anatomische Studien: Suppl. Die vergleichende Morphologie des häutigen Gehörgangs der Wirbelthiere 1873. pag. 53.

werden und verweise ich in dieser Hinsicht auf die später erscheinenden Specialbeschreibungen der Crania der einzelnen Familien der Knochenfische.

Nachdem nun die Gründe für die Annahme, dass die Schallwellen bei Knochenfischen zum größten Theil von der Kiemenhöhle zum Labyrinth gelangen, ausgeführt sind, erwächst ganz von selbst die andere Frage, wie dieselben in die Kiemenhöhle gelangen. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass in dieser Beziehung die Kiemenspalte eine große Rolle spielt; doch glaube ich noch auf eine andere Bahn hinweisen zu können, die nach physikalischen Grundsätzen zu diesem Zwecke fast noch besser geeignet sein muss. Ich meine die Bahn, welche durch die Knochen des Opercularapparates vorgestellt wird, speciell durch das Operculum und das Suboperculum. Wenn man in Erwägung zieht, dass diese Knochen bei den meisten Teleostiern dünne elastische Platten sind, die in breiter Ausdehnung die in der Kiemenhöhle ruhende Wassermasse bedecken, und die nur von einer ganz dünnen Haut überzogen werden und von größeren Weichtheilmassen so gut wie niemals überlagert sind, so muss man zugeben, dass hier ein in ganz ausgezeichneter Weise geeigneter Apparat vorliegt, um die Schallwellen aus dem äußeren Medium auf die Wassermassen der Kiemenhöhle zu übertragen. Sollten fernere Untersuchungen diese Vermuthung bestätigen, so würde die alte Annahme von Geoffroy St.-Hilaire bestätigt werden, welcher bekanntlich die Opercularknochen für Gehörknöchelchen erklärte; freilich in einem ganz anderen Sinne, als es der Autor derselben meinte.

Obgleich dem Thema der gegenwärtigen Arbeit etwas ferne liegend hat ein Vergleich der Schallleitungsbahnen der Knochenfische mit denen der übrigen Wirbelthiere, speciell der Selachier, ein großes Interesse, weil dieser Vergleich die Stellung der Teleostier innerhalb der Reihe der Wirbelthiere sehr gut illustrirt.

Die gewöhnliche Annahme ist, dass erst bei Amphibien, namentlich bei den Anuren, besonders differenzirte schallleitende Apparate auftreten. Es ist schon zur Genüge erörtert worden, dass diese Anschauung nicht richtig ist, und dass schon bei der Mehrzahl der Knochenfische keine diffuse Zuleitung der Schallwellen zum Labyrinth statt hat, dass sich vielmehr sehr konstante Bahnen differenzirt haben. Doch sind die Knochenfische auch nicht diejenigen Formen, bei welchen zuerst in der Reihe der Wirbelthiere solche Hilfsapparate des Gehörs auftreten; es lassen sich schon bei Sela-

chiern Einrichtungen nachweisen, von denen die Apparate der Knochenfische ableitbar sind.

Es ist das Verdienst von Johannes Müller[1] diese Verhältnisse bei Selachiern zuerst richtig erkannt und gewürdigt zu haben: leider scheinen seine Beobachtungen vollkommen in Vergessenheit gerathen zu sein: wenigstens habe ich bei keinem der neueren Autoren auch nur eine Andeutung darüber gefunden. Der schallleitende Apparat bei Selachiern ist der Spritzlochkanal.

Bekanntlich beginnt derselbe mit weiter Öffnung in der Rachenhöhle medial von der Öffnung der ersten Kiemenspalte und dicht bei derselben und zieht dann zwischen Hyomandibulare und Palatoquadratum aufwärts, um entweder mit einer Öffnung, dem Spritzloch, hinter und über dem Auge auszumünden, oder aber um unter der Haut blind zu endigen. Während seines Verlaufs liegt dieser Kanal der Labyrinthregion des Schädels dicht an und besitzt in einzelnen Fällen sogar besondere blinde Divertikel, welche sich an dieselbe anschmiegen. Dieses ist bei Selachiern die Stelle, wo das Labyrinth in nächste Beziehung zum äußeren umgebenden Medium tritt und auf diesem Wege müssen die Schallwellen am wenigsten abgeschwächt zu ihm gelangen. Es soll damit durchaus nicht ausgeschlossen sein, dass auch von der Oberfläche des Kopfes aus eine Zuleitung erfolgen kann; findet doch eine diffuse Leitung durch Skelettheile des Kopfes auch noch beim Menschen in geringem Grade statt; doch muss eine solche Leitung bei Selachiern, wenn nach physikalischen Grundsätzen die Verhältnisse untersucht werden, gegenüber der Spritzlochleitung sehr zurücktreten. In den Spritzlochkanal können die Schallwellen wohl nur zum geringsten Theil von der Rachenhöhle aus gelangen und werden wenigstens in den Fällen, wo ein weit offenes äußeres Spritzloch vorhanden ist, durch dasselbe ihren Zutritt finden.

Der Umstand, dass der Spritzlochkanal der Selachier, welcher der Paukenhöhle und der Tube der höheren Wirbelthiere homolog ist, mit denselben auch die gleiche Funktion besitzt, ist gewiss sehr bemerkenswerth. Dieser Nachweis räumt eine Schwierigkeit aus dem Wege, die bei der Annahme, dass Paukenhöhle und Tube erst bei luftlebenden Wirbelthieren entstanden seien, bestand. Es war in der That kaum zu begreifen, wie zu diesem Zwecke eine Kiemen-

[1] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Theil. III. Das Gefäßsystem der Myxinoiden. Abhandl. d. Berlin. Akademie d. Wissenschaften vom Jahre 1843.

spalte, deren Bestehen ja eng an das Wasserleben geknüpft war, sich weiter erhalten und erst allmählich in den Dienst des Gehörorgans treten konnte. Diese Schwierigkeit wird vollkommen beseitigt durch den Nachweis, dass die schallzuleitende Funktion der vordersten Kiemenspalte kein neuer Erwerb der landlebenden Wirbelthiere ist, sondern dass sie auch bei deren wasserbewohnenden Vorfahren bestand; und es ist auch damit das ursächliche Moment gegeben, warum sich diese Kiemenspalte noch bis zu den am weitesten fortgeschrittenen Endgliedern der Wirbelthiere erhalten konnte, während die anderen, ursprünglich mit respiratorischer Funktion versehenen Kiemenspalten, nachdem von den Dipnoern und Amphibien an ein neues Respirationsorgan sich entwickelt hatte, spurlos zu Grunde gegangen sind.

Durch diesen Nachweis wird auch der Umstand, dass die urodelen Amphibien und einige Anuren keine Paukenhöhle und Tube besitzen, anders aufzufassen sein, als es bisher geschehen ist. Es liegt hier ganz zweifellos ein Rückbildungsvorgang vor, wie bei den Schlangen, und die entgegengesetzte Annahme, dass bei diesen Formen sich ein mittleres Ohr noch nicht entwickelt habe, ist ganz unstatthaft. Es wäre in der That unverständlich, wenn bei höheren Amphibien die geschlossene vorderste Kiemenspalte sich wieder öffnen und in den Dienst des Gehörorgans treten sollte. Eben so unverständlich wäre das Vorkommen der Columella bei urodelen Amphibien, eines Skelettheils, dessen Entstehung an die Ausbildung eines mittleren Ohres streng geknüpft ist und allein für sich, da sich für denselben keine Funktion nachweisen ließe, nicht zu verstehen wäre.

Es erwächst nun noch die Frage, ob die eben besprochenen Apparate bei Knochenfischen und bei Selachiern von einander ganz unabhängig entstanden sind, wie es auf den ersten Blick scheint, oder ob es nicht Bildungen giebt, welche dieselbe mit einander verknüpfen und an einen genetischen Zusammenhang dieser scheinbar ganz verschiedenen Bildungen denken lassen.

Eine direkte Vergleichung der Apparate bei Selachiern und Teleostiern führt, da die topographischen Verhältnisse an den Schädeln derselben ganz verschieden sind und in Folge dessen die Lagerungsverhältnisse nicht direkt mit einander verglichen werden können, zu keinem sicheren Resultate, es bleibt somit nur übrig, sich nach Zwischenformen umzusehen und an denselben eine Beantwortung der gestellten Frage zu versuchen. Eine solche ganz vorzügliche Zwi-

schenform — natürlich nur für die erwähnten Verhältnisse — ist Polypterus. Während das Cranium dieses Sauroiden und namentlich auch sein Kiefer- und Kiemenapparat dem Teleostiertypus ganz nahe steht, besitzt er zeitlebens ein wohl ausgebildetes Spritzloch und erinnert in dieser Beziehung an die Selachier. Die innere weite Öffnung dieses Spritzloches liegt in der Kiemenhöhle; medial wird dieselbe begrenzt von dem Epibranchiale des ersten Kiemenbogens, nach hinten von dem vorderen Rande des Hyomandibulare und lateral und vorn von den Knochen des Gaumenbogens. Der weite Spritzlochkanal verläuft der Labyrinthregion des Schädels dicht anliegend nach oben und öffnet sich an dem lateralen oberen Rande des Cranium mit einer schlitzförmigen von zwei kleinen Hautknochen klappenartig bedeckten Öffnung. Die Zuleitung der Schallwellen zum Labyrinth kann bei Polypterus kaum von der äußeren durch die eben erwähnten kleinen Knochen geschlossenen Öffnung erfolgen und müssen wir annehmen, dass dieselbe von der inneren Öffnung aus statt hat, was ja um so weniger Schwierigkeiten macht, als die letztere nicht in die Rachenhöhle, wie bei den Selachiern, sondern in die Kiemenhöhle einmündet, welche mit dem äußeren Medium in weiter Kommunikation steht. Ein Vergleich des Spritzlochs bei Polypterus mit dem blinden der Labyrinthregion anliegenden Zipfel bei Knochenfischen stellt es außer allen Zweifel, dass beide homologe Bildungen sind, und dass der erwähnte Recessus der Kiemenhöhle bei Teleostiern nichts weiter ist als der dorsal abgeschlossene und dann erweiterte Spritzlochkanal. Eine anatomische Ursache für diesen Abschluss glaube ich in der Entwicklung des Hyomandibulare bei Knochenfischen suchen zu müssen. Während dieser Skelettheil bei Selachiern ein schlanker Knorpelstab ist, verbreitet er sich bei Knochenfischen im Anschluss an die größere Entfaltung und Differenzirung der Muskulatur des Kieferapparates zu einer breiten Platte. Damit im Zusammenhang erstreckt sich auch die Pfanne dieses Knochens bei Teleostiern bis zum Postorbitalfortsatz und bewirkt durch diese Ausdehnung nach vorn den Verschluss des Spritzlochs.

Den besten Beweis für eine solche nach vorn zu stattfindende Verbreiterung des Hyomandibulare bietet das Verhalten des Hauptstammes des N. facialis, des Truncus hyoideo-mandibularis. Bei Selachiern verläuft dieser Nerv, dem Hyomandibulare anliegend, vor demselben nach unten; anders bei Teleostiern, bei denen er ganz gewöhnlich das Hyomandibulare durchbohrt, um an dessen Außenseite zu gelan-

gen. Es bedarf wohl kaum der ausführlichen Begründung dafür, dass eine solche scheinbare Durchbohrung des Knochens nur durch ein Wachsthum desselben nach vorn und durch Umschließung des Nerven zu Stande gekommen sein kann. Bei der Gelegenheit musste nothwendigerweise der Spritzlochkanal abgeschlossen und in einen blinden Anhang der Kiemenhöhle verwandelt werden, mit denselben topographischen Beziehungen, wie der zum Labyrinth in Beziehungen stehende Theil der Kiemenhöhle.

An der Basis der Orbitalregion liegt im Innern des Schädels eine vorn und hinten gut begrenzte Einsenkung, welche einigermaßen an die Sattelgrube der höheren Wirbelthiere erinnert (Fig. 7). Nach hinten setzt sich diese Einsenkung unter die schon erwähnten Fortsätze der Ossa petrosa fort, wo sie blind endet: nach vorn wird sie von einem queren Knorpelwulste begrenzt, welcher an jeder lateralen Ecke einen Knochenkern besitzt. Am Boden dieser Grube ist eine Lücke des Primordialcranium, die schon früher erwähnt worden ist, und die unten von dem Parasphenoid verschlossen wird. Gegen das Cavum cranii im engeren Sinne ist diese Grube durch eine starke sehnenglänzende Membran vollkommen abgeschlossen. Die letztere spannt sich von dem vorderen scharfen Rande der beiden zusammenstoßenden horizontalen Flügel der Ossa petrosa zum vorderen Knorpelwulste hinüber. An den Seitenwänden des Schädels erstreckt sich diese Membran weit hinauf und befestigt sich etwa in der halben Höhe der Seitenwand an einer scharfen vom Ali- und Orbitosphenoid nach unten und medial vorspringenden Knochenleiste (Fig. 7 *kl*). Der hintere Abschnitt dieser nach oben sich erstreckenden Fascie umhüllt den N. trigeminus und facialis nahe deren Austrittsstellen aus dem Schädel: im vorderen Abschnitt stellt die erwähnte Fascie die Membran vor, welche das Opticusfenster ausfüllt.

Durch diese Fascie wird ein unter und zum Theil lateral von der eigentlichen, zur Bergung des Gehirns bestimmten Schädelhöhle gelegener Raum von der letzteren vollständig abgeschlossen.

Der größte Theil dieses Raumes ist mit dem bekannten, bei Fischen weit verbreiteten lymphoiden Fettgewebe erfüllt, das auch im übrigen Theil des Cavum cranii von Amia enthalten ist: außerdem liegen in ihm noch Nerven und Muskeln. In den seitlichen hinteren Theilen dieses Raumes verlaufen, wie schon angegeben, der Facialis mit seinem Ramus palatinus und der Trigeminus eine Strecke weit zwischen Membran und der knöchernen Seitenwand des Schädels, bevor sie zu ihren Austrittsöffnungen gelangen. Im vorderen Abschnitt

wird die Membran vom Opticus durchbohrt. Im unteren Theil des abgeschlossenen Raumes liegen die Ursprungsstellen der Mm. recti externi. Dieselben entspringen dicht hinter dem knorpeligen Querwulst, der die vordere Begrenzung der Grube bildet, nahe bei einander nicht weit von der Mittellinie, verlaufen divergirend nach vorn und treten am hinteren unteren Rande der Fenestra optica in die Orbita. Somit besitzt auch Amia, eben so wie viele Knochenfische, einen Augenmuskelkanal, der allerdings nur wenig ausgebildet ist und einer oberen knöchernen Scheidewand gegen die Schädelhöhle hin ermangelt. Die Nn. abducentes durchbohren die Fascie von oben und treten sofort an die Mm. recti externi, so dass sie in der Orbita nicht sichtbar sind. Außerdem liegen in diesem Raume die Hauptstämme der Art. carotides. Auf der Decke des abgeschlossenen Raumes der erwähnten Fascie liegt die Hypophysis cerebri, mit den Lobis vasculosis in einer schwach ausgeprägten trichterartigen Einsenkung.

Wir kommen wieder auf die beiden Ossifikationen zurück, welche in den lateralen Ecken des vorderen Knorpelwulstes liegen. Dieselben sind von außen nicht zu sehen, nur am zerlegten Schädel, und nachdem die Fascie abgezogen ist, bekommt man sie zu Gesicht. Bridge hat diese paarigen Ossifikationen als Basisphenoidea bezeichnet und dieselben für homolog erklärt dem bekannten gewöhnlich y-förmig gestalteten Basisphenoid vieler Knochenfische. Dieser Deutung muss ich mich vollkommen anschließen. Wenn wir uns vorstellen, dass außer den Recti externi auch noch die anderen Augenmuskeln in das Cavum cranii hineinwandern, so muss nothwendigerweise der zwischen den Muskelgruppen beider Seiten gelegene Knorpelwulst komprimirt werden und die beiden Ossifikationscentren zusammenrücken, um schließlich zu einem unpaaren, zwischen den Muskeln des rechten und des linken Bulbus liegenden Knochen zu verschmelzen. Dann sind aber die Verhältnisse gegeben, wie sie bei vielen Knochenfischen bestehen.

Wenn man diese Deutung nicht annimmt, so muss man für Amia Ossifikationen postuliren, die bei keinem anderen Fische vorkommen, und ihr einen weit verbreiteten Knochen absprechen.

Es erwächst nun die Aufgabe, den Augenmuskelkanal von Amia mit dem der Knochenfische zu vergleichen und andererseits zu untersuchen, ob er sich nicht von bekannten Bildungen bei tiefer stehenden Formen ableiten lässt. Bei einem Vergleich mit den bei

Teleostiern gegebenen Organisationsverhältnissen kann ich mich kurz fassen.

Der Hauptunterschied zwischen dem Augenmuskelkanal von Amia und dem der Knochenfische liegt darin, dass er bei den letzteren gegen die Schädelhöhle hin durch eine knöcherne Decke abgeschlossen ist, während bei Amia diese Decke membranös ist. Die Bildung dieser Decke, an welcher sich die benachbarten Knochen, also vor Allem die Petrosa, durch Entwicklung von horizontalen in der Mittellinie zusammenstoßenden Knochenfortsätzen betheiligen, ist bei verschiedenen Knochenfischen eine verschiedene und soll in späteren Arbeiten genau geschildert werden. Außerdem ist es bei Knochenfischen ganz gewöhnlich, dass der Augenmuskelkanal sich viel weiter nach hinten erstreckt, als bei Amia und bis in das Occipitale basilare hineinreicht. Es erfolgt dieses durch Weiterwachsen der Augenmuskeln nach hinten, die sich auf diese Weise den Kanal selbst weiter aushöhlen.

Was die phylogenetische Entstehung des Augenmuskelkanals betrifft, so hat Gegenbaur die Vermuthung geäußert, dass der bei den Selachiern vorkommende Canalis transversus bei Teleostiern zur Einlagerung von Augenmuskeln benutzt werde[1].

Bei Selachiern verläuft dieser Kanal von einer Orbita zur anderen quer durch die knorpelige Schädelbasis und setzt beide periorbitalen Lymphsinus mit einander in Verbindung; in einzelnen Fällen ist er gegen die Schädelhöhle hin nur durch eine Membran verschlossen. Dicht vor diesem Canalis transversus liegen die Eintrittskanäle der Carotiden, die von dem ersteren bei einigen Formen ebenfalls nur durch eine Membran getrennt sind. In der Orbita inseriren sich die geraden Augenmuskeln in der nächsten Umgebung der äußeren Öffnung dieses Kanals; in deren nächsten Nähe liegt ebenfalls, wenigstens bei einigen Selachiern (Hexanchus) die Austrittsöffnung des Nervus abducens. Für diese Auffassung spricht Vieles in dem Verhalten der betreffenden Theile bei Amia. Vor Allem ist der Umstand zu berücksichtigen, dass bei Amia der vom Cavum cranii abgeschlossene Raum von den Augenmuskeln nicht ausgefüllt wird, wie es bei Teleostiern der Fall ist, sondern zum größten Theil von lymphoidem Gewebe erfüllt ist. Da wir nun nicht den geringsten Grund zur Annahme haben, dass Amia von Formen

[1] C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergl. Anatomie d. Wirbelthiere. Heft III. Das Kopfskelet d. Selachier 1872. pag. 78.

abstammt, deren Augenmuskeln stärker entwickelt waren und den genannten Raum ganz ausfüllten, so ist nur die Vorstellung möglich, dass Amia einen praeformirten an der Basis cranii gelegenen, lymphatischen Raum besitzt, in welchen erst sekundär die Ansatzstellen der Recti externi hineinrücken. Dieser praeformirte Lymphraum kann aber, wenn wir uns nach homologen Gebilden bei niedriger organisirten Fischen umsehen, nur dem Canalis transversus der Selachier entsprechen, welcher bei Amia sich ganz außerordentlich erweitert und verbreitert und schließlich auch die Carotidenkanäle und die umgebenden Nerven nahe ihren Austrittsöffnungen in seinen Bereich gezogen hat. Bei der Gelegenheit hat auch seine ursprünglich knorpelige Decke einer membranösen Platz gemacht. So lange in diesen Organisationsverhältnissen, zwischen dem primitiven Befunde der Selachier und dem relativ schon weit differenzirten bei Amia keine Übergangsformen bekannt sind, muss die Anschauung von Gegenbaur noch Hypothese bleiben; eine Hypothese, die allerdings viel für sich hat. Bei Annahme derselben wird vor Allem über den Verbleib des Canalis transversus der Selachier bei höheren Formen Rechenschaft abgelegt und sodann kommt man nicht in die missliche Lage bei Amia und bei den von ihr ableitbaren Teleostiern einen unter dem Cavum cranii gelegenen neugebildeten Raum anzunehmen, dessen Bedeutung und Homologie ganz räthselhafte wären.

Die Regio olfactoria weist im Innern des Schädels zwei neben einander parallel von hinten nach vorn verlaufende weite Kanäle auf, die durch eine breite knorpelige Scheidewand von einander getrennt werden und die mit den Foramina olfactoria am Boden der Nasengruben ausmünden. In diesen Kanälen, welche als direkte Fortsetzung des Cavum cranii aufzufassen sind, liegen die sehr dicken und derben N. olfactorii. Sie besitzen eine starke von den Hirnhäuten gebildete Hülle und innerhalb derselben liegen 7 bis 10 locker mit einander verbundene Nervenstränge, zwischen denen allem Anschein nach kein Austausch von Fasern statt hat.

Bekanntlich lassen sich bei Fischen in dem Verhalten der Centraltheile des Geruchsorgans zu ihren peripherischen Endausbreitungen zwei Typen unterscheiden. In dem einen Falle liegen die Bulbi olfactorii der Riechmembran dicht an und sind durch lange Tractus mit dem Vorderhirn verbunden: ein einheitlicher Nervus olfactorius ist in diesem Falle nicht vorhanden, vielmehr treten viele ganz kurze Nervenfaserbündel vom Bulbus zur Riechschleimhaut. In

dem anderen Falle schließen sich die Bulbi olfactorii an die Hemisphären des Großhirns an und geben langen wirklichen Riechnerven den Ursprung.

Es könnte auf den ersten Blick den Anschein haben, als wäre dieser Unterschied nur unwesentlich, als wäre der Bulbus olfactorius kein integrirender Gehirntheil, sondern nur eine Anhäufung von Ganglienzellen im Verlauf der Riechnervenfasern, die an verschiedenen Stellen liegen könnte. Der typische, sehr charakteristische Unterschied zwischen dem starken, mit einem derben Neurilemma versehenen, peripher vom Bulbus gelegenen Nervus olfactorius und dem dünnen, nur von der weichen Pia umhüllten, central vom Bulbus liegenden Tractus spricht dagegen. Eben so der von Stannius[1] hervorgehobene Umstand, dass sich diese beiden angegebenen Lagerungsverhältnisse der Bulbi olfactorii stets ausschließen: dass entweder ein dem Gehirn anliegender Bulbus vorkommt oder ein sich der Riechmembran anschließender: Fälle, wo ein central gelegener Bulbus vorkommt und außerdem ganglióse Anschwellungen im weiteren Verlauf der Riechnerven, existiren nicht.

Außerdem sind unter den Fischen — allerdings höchst selten — Übergangsformen zwischen den beiden angegebenen Typen bekannt, also Fälle, wo der Bulbus auf halbem Wege zwischen dem Gehirn und der Riechmembran gelegen ist, und wo er mit dem ersteren durch einen dünnen weichen Tractus, mit der letzteren durch einen starken, mindestens viermal so dicken derben Nerven verbunden ist. Stannius hat den einzigen bis jetzt bekannten derartigen Fall bei dem Gadiden Raniceps fuscus beschrieben: weitere ganz ähnliche Verhältnisse finde ich bei den Characinidengattungen Hydrocyon und Alestes.

Aus der bloßen Betrachtung dieser beiden Typen ergiebt sich kein Anhaltspunkt, um ein Urtheil zu gestatten, welcher Typus der primäre und welcher der abgeleitete ist. Wie in so vielen anderen Fragen, so entscheidet auch hier die systematische, auf andere Organisationsverhältnisse basirte Stellung der Formen, welcher der eine oder der andere Typus zukommt. Wir finden nun, dass der erste Typus bei allen Selachiern vorkommt, bei Holocephalen und bei gewissen Teleostiergruppen, die sich als sehr primitive charakterisiren, nämlich, wie schon längst bekannt ist, bei den Silu-

[1] Stannius, Das peripherische Nervensystem d. Fische. 1849. pag. 2.

roiden, den Cyprinoiden, den Gadiden und wie ich gefunden habe, auch bei den Mormyriden.

Der zweite Typus ist verbreitet bei den Ganoiden und bei der größten Mehrzahl der Teleostier. Es kann nach Allem diesem keinem Zweifel unterliegen, dass der erste Typus der primitive ist und dass sich aus ihm der andere Typus durch allmähliche Verkürzung des Tractus und Ausspinnung eines Nerven entwickelt hat.

Bei Teleostiern erfolgt die Ausbildung eines Nervus olfactorius unter gewissen, wie es scheint, stets gleichen Bedingungen. Die Vergrößerung der Orbita führt zu einer Fenestration der seitlichen Orbitalwand an deren vorderen Ecke, in der Nähe der ursprünglichen Lagerungsstelle des Bulbus olfactorius, wie man es sehr schön bei Characiniden sehen kann: diese sich weiter ausdehnende Usur ist die nächste Veranlassung zur Bildung eines Nervus olfactorius, welcher somit in der Orbita seinen Verlauf haben muss.

Diese Verhältnisse scheinen ganz konstant bei Teleostiern zu sein: unter einer großen Anzahl der verschiedensten Formen fand ich stets entweder einen Nervus olfactorius in der Orbita oder einen langen Tractus in einer direkten bis zur Nasengrube reichenden Fortsetzung der Schädelhöhle.

Bei dem schon erwähnten Hydrocyon liegt der Bulbus in einer besonderen Auftreibung des Orbitosphenoid: von ihm verläuft ein in der Orbita frei gelegener Nerv zur Riechmembran, und ein langer innerhalb des Cavum cranii gelegener Tractus zum Vorderhirn, so dass auch in diesem Falle die durchgehende Regel keine Ausnahme erleidet.

Eine auffallende Ausnahme von diesem Verhalten machen alle Ganoiden. Bei diesen Fischen verläuft ein wirklicher Nervus olfactorius innerhalb der direkten Fortsetzung der Schädelhöhle und erweist sich dadurch als eine Bildung, die unter ganz anderen, nicht näher bekannten Bedingungen entstanden sein muss, als die Riechnerven der Knochenfische, und mit den letzteren daher in keinem genetischen Zusammenhang steht.

Nur Lepidosteus macht von diesem konstanten Verhalten der Ganoiden eine scheinbare Ausnahme. Der Riechnerv verläuft bei Lepidosteus zuerst in einer trichterförmigen durch die Alisphenoidea gebildeten Knochenröhre. Am hinteren Rande der Orbita tritt er aus dieser Röhre heraus und liegt dem theils knorpeligen theils membranösen Interorbitalseptum lateral an: somit verläuft er an dieser Stelle frei in der Orbita. Am vorderen Rande der Orbita treten

beide Nerven in eine sehr lange knorpelige Doppelröhre ein, welche dem zum Primordialcranium gehörigen Theil des langen Rostrum dieses Fisches entspricht und an deren vorderem Ende die Riechgruben liegen. Auf den ersten Blick scheint hier ein Bildungsmodus vorzuliegen, welcher demjenigen der meisten Knochenfische vollkommen entspricht; doch ist das durchaus nicht der Fall. Wie schon erwähnt, beginnt die Fenestration der lateralen Schädelwand in der Nasalregion bei Knochenfischen am vorderen Rande der Orbita, an der Stelle, wo der Bulbus olfactorius der Riechschleimhaut anliegt und führt zur räumlichen Trennung desselben von der Membrana olfactoria und zur Ausspinnung eines Nervus olfactorius. Bei Lepidosteus ist die lange Doppelröhre, in welcher die Nerven verlaufen, als ursprüngliche direkte Fortsetzung der Schädelhöhle aufzufassen: somit kann die Bildung einer interorbitalen Scheidewand bei diesem Fisch nicht von derselben Stelle ausgegangen sein, wie bei den Knochenfischen: es kann auch in dieser Fensterung nicht das ursächliche Moment für die Entstehung des Riechnerven gesucht werden. Derselbe muss eben bei Lepidosteus wie auch bei den übrigen Ganoiden ursprünglich seiner ganzen Länge nach in einer Fortsetzung der Schädelhöhle gelegen haben, die durch eine mediale Scheidewand in zwei Kanäle getheilt war; später schwanden die lateralen Wandungen im hinteren interorbitalen Theil derselben, und der Olfactorius kam auf diese Weise in die Orbita zu liegen.

Es war mir im Laufe dieser Abhandlung mehrfach die Möglichkeit geboten, darauf hinweisen zu können, dass eine ganze Anzahl von Organisationsverhältnissen bei Knochenfischen sich ganz ungezwungen direkt von Amia ableiten lässt, und es könnte daraus die Ansicht entstehen, als ob dieses in allen Organen der Fall sei, und als sei Amia in der That ein direkter Vorfahr des Teleostierstammes. Um so lieber nehme ich hier die Gelegenheit wahr auf die eben beschriebenen Verhältnisse in der Bildung des Riechnerven hinzuweisen, in welchen Amia entschieden eine höhere Organisationsstufe erreicht hat, als gewisse niedrigstehende Knochenfische.

Bei dieser Gelegenheit will ich es nicht unterlassen die morphologischen Verhältnisse der peripheren Geruchsorgane der Ganoiden und Teleostier etwas näher zu betrachten und mit den entsprechenden Einrichtungen der Selachier zu vergleichen. Bei nieder organisirten Haien, z. B. bei den Notidaniden und bei Acanthias, ist an der unteren Fläche der Schnauze jederseits eine einfache Nasenöffnung vorhanden, welche durch zwei vom Rande derselben ein-

springende Fortsätze, die Nasenklappen, unvollkommen in eine mediale und eine laterale Eingangsöffnung zerlegt wird.

Bei höher organisirten Selachiern, unter den Haien bei Scyllien und bei vielen Rochen, erstreckt sich von der medialen Eingangsöffnung eine mehr oder weniger tiefe Rinne zum oberen Rande der Mundöffnung. Es ist das die bekannte Nasolabialrinne, die ja auch in der Ontogenie der höheren Vertebraten auftritt und durch deren Schließung das mediale Nasenloch eine nach der Nasenhöhle sich öffnende und eine am Rande der Oberlippe gelegene Mündung erhält. Die letztere entspricht der inneren Nasenöffnung der Dipnoer, Amphibien und Amnioten. Diese Verhältnisse sind durch Gegenbaur längst klar gelegt, und es fragt sich nur, wie die Teleostier und Ganoiden sich hierin verhalten[1].

Nach der alten, auch von Gegenbaur angenommenen Anschauung entsprechen die beiden Öffnungen der Nasengrube bei Knochenfischen und Ganoiden den beiden unvollkommen von einander getrennten Mündungen der niedrig organisirten Selachier. Anders hat Balfour[2] die Verhältnisse aufgefasst. Nach seiner Ansicht sind die hinteren Nasenöffnungen der höheren Fische homolog den inneren Nasenöffnungen der luftathmenden Wirbelthiere, welche durch eine allmählich erfolgte Achsendrehung der Nasenkapsel aus der Oberlippe an die Oberfläche des Kopfes gerückt sind.

Auf Grund meiner Beobachtungen an Fischen muss ich dieser Anschauung entgegentreten und mich der alten Auffassung anschließen. Es sind namentlich zwei Argumente, die ich gegen Balfour anzuführen habe: ein vergleichend-anatomisches und ein entwicklungsgeschichtliches. In der nächsten Umgebung der Nasenlöcher und in der Hautbrücke, welche vorderes und hinteres Loch trennt, fand ich bei einer Anzahl von Teleostiern, unter anderen auch bei allen von mir untersuchten einheimischen Cyprinoiden einen bis jetzt noch nicht bekannten kleinen Knorpel, der dem Nasenflügelknorpel, der Selachier ganz sicher homolog ist. Dieser Knorpel hat gewöhnlich die Gestalt einer S: die beiden Schleifen umgeben die Nasenöffnungen, das mittlere Stück liegt in der Hautbrücke zwischen den Öffnungen. Er ist mit der Haut sehr fest verbunden, so dass eine Präparation mit Messer und Pincette nur schwer gelingt: dagegen ist

[1] C. Gegenbaur, Grundzüge der vgl. Anatomie. II. Aufl. 1870. pag. 754 und: Das Kopfskelet der Selachier. 1872. pag. 97 u. 216.

[2] F. M. Balfour, Handbuch d. vgl. Embryologie 1881. Bd. II. pag. 477.

es an mikroskopischen Schnitten durch die Nasenregion sehr leicht, sich von seiner Anwesenheit zu überzeugen. Er trägt den Charakter von Hyalinknorpel, und unterscheidet sich von dem Knorpel des Primordialcranium, mit dem er beiläufig gesagt nirgends in Zusammenhang steht, durch viel dichter gelagerte Knorpelzellen. Auch bei Selachiern umgiebt der Nasenflügelknorpel in vielen Fällen die Nasenöffnung in Gestalt eines Ringes und entsendet Fortsätze in die Nasenklappen. Wenn man sich vorstellt, dass die Nasenklappen der Selachier mit einander verwachsen und die in ihnen enthaltenen Knorpelfortsätze mit einander verschmelzen, so resultiren Verhältnisse, die sich von den bei den meisten Teleostiern bestehenden in nichts unterscheiden. Dass dieses die richtige Auffassung ist, lehrt die Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans bei Knochenfischen.

Bei eben ausgeschlüpften Fischchen ist jederseits eine einfache ungetheilte Nasenöffnung vorhanden; so sehe ich es bei Lota vulgaris, beim Hecht, bei der Forelle und bei Chondrostoma nasus. Erst in nachembryonaler Zeit erfolgt bei den verschiedenen Formen bald früher, bald später eine Scheidung dieser Öffnung in ein vorderes und ein hinteres Nasenloch. Es wächst von der medialen und von der lateralen Peripherie je ein schmaler Hautlappen aus, der nach dem Centrum der Öffnung gerichtet ist. Sehr bald legen sich diese Fortsätze, welche den Nasenklappen der Selachier entsprechen, an einander und zwar liegt bei allen von mir untersuchten Formen der laterale Fortsatz hinter dem medialen. In diesem Stadium besitzt der Naseneingang der Knochenfische genau dasselbe Verhalten, welches bei den Notidaniden und bei Acanthias sich bleibend erhält. Binnen kurzer Zeit verschmelzen diese beiden Nasenklappen der Knochenfische mit einander und der Naseneingang erhält seine definitive Gestalt, wenigstens für diejenigen Formen, bei denen die beiden Nasenlöcher dicht bei einander liegen. Da sich auch Lota vulgaris, deren hinteres und vorderes Nasenloch im erwachsenen Zustande weit von einander entfernt sind, ursprünglich ganz eben so verhält, so muss bei dieser Art später (leider fehlen mir diese späteren Stadien) ein Breiterwerden der Nasenbrücke und ein Auseinanderrücken der Nasenlöcher stattfinden. Jedenfalls sind die Fische mit dicht beisammen liegenden vorderen und hinteren Nasenöffnungen als die primitiveren Formen zu betrachten, von denen sich solche Formen ableiten lassen, deren Nasenlöcher weit entfernt von einander liegen. Als die in einer bestimmten Richtung am weitesten fortgeschrittenen sind dann solche Formen zu betrachten, bei denen

beide Nasenlöcher weit von einander entfernt sind und in der Oberlippe liegen.

Solche Bildungen kommen unter Knochenfischen in der Familie der Muraenoiden bei Ophisurus und Verwandten vor[1] und haben auf den ersten Blick in der That eine gewisse Ähnlichkeit mit den entsprechenden Bildungen bei Dipnoern und Perennibranchiaten, und es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, dass diese Eigenthümlichkeit der Ophisuren Balfour zur Annahme einer Homologie der hinteren Nasenöffnung der Knochenfische mit der inneren Nasenöffnung der luftathmenden Wirbelthiere verleitet hat. Eine auf eine größere Reihe von Formen ausgedehnte Vergleichung und die Entwicklungsgeschichte klären auch in diesem Falle den wahren Sachverhalt auf und weisen nach, dass es sich nur um einen interessanten Fall einer »konvergenten Entwicklung« handelt.

Welche Stellung den Teleostiern zukommt, die bleibend nur einen Naseneingang jederseits besitzen, wie z. B. Belone, die Pomacentriden, viele Chromiden etc. ist ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte nicht mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Wenn man jedoch berücksichtigt, dass die nächsten Verwandten dieser Fische (Cyprinodonten, Labroiden) das gewöhnliche Verhalten zeigen, so ist es wohl kaum fehlgegriffen, anzunehmen, dass bei den eben erwähnten Formen ganz einfach die trennende Hautbrücke zwischen beiden Nasenöffnungen sekundär reducirt ist.

Wie in so vielen anderen Organisationsverhältnissen, so erweisen sich auch in dem Verhalten der Nasenöffnungen die niedrig organisirten Selachier als der Ausgangspunkt, von dem aus zwei divergirende Reihen abgeleitet werden können: auf der einen Seite die höheren Fische, auf der anderen die luftathmenden Wirbelthiere.

Wie schon früher von mir erwähnt wurde, liegt das vordere und das hintere Nasenloch von Amia weit von einander entfernt und repräsentirt somit Amia einen Zustand, der gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Knochenfische, als ein weiter entwickelter gelten muss. In der breiten Hautbrücke zwischen beiden Nasenlöchern ist das Os nasale eingebettet. Es ist unter diesen Umständen durchaus nicht wunderbar, dass ich bei diesem Fische trotz besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit keine Spur eines Na-

[1] Lütken, Nogle Bemaerkninger om Naeseborenes Stilling hos de i Gruppe med Ophisurus staaende Slaegter af Aalefamilien. Videnskabl. Meddelelser fra d. naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn 1851.

senflügelknorpels in der Umgebung der Nasenlöcher habe auffinden können. Das Nasale hat eben dessen ursprüngliche Funktion, den Naseneingang zu stützen, übernommen und einen Nasenflügelknorpel entbehrlich gemacht.

Es bleibt mir noch übrig zum Schluss der vorliegenden Arbeit eine Parallele zwischen dem Cranium von Amia und demjenigen der Selachier, von denen es sich noch am ungezwungensten ableiten lässt, zu ziehen und die Ähnlichkeiten und Unterschiede hervorzuheben. Im Ganzen sind die letzteren viel geringer als man a priori erwarten sollte. Der fundamentalste Unterschied zwischen dem Schädel von Amia und dem der Selachier wird durch das Auftreten von großen zusammenhängenden Ossifikationen bei der ersteren bedingt. Diese Ossifikationen können das Primordialcranium entweder bloß überlagern, oder aber sie verbinden sich mit demselben aufs innigste und ersetzen ursprünglich knorpelige Regionen desselben, ohne deren Gestalt zu alteriren.

Das erste Auftreten von größeren zusammenhängenden Massen von Knochengewebe in der Reihe der Fische bezeichnet einen der größten und weittragendsten Fortschritte im Entwicklungsgange der Wirbelthiere. Es tritt hier zum ersten Mal ein Gewebe auf, das sich als Schutz- und Stützmaterial sehr viel geeigneter erweist, als der Knorpel. Ein Blick auf eine Reihe von Selachier- und Teleostierschädeln genügt, um sofort die ganze Bedeutung dieses »Ereignisses« klar zu stellen.

Der ganze Habitus ist ein anderer geworden. An Stelle der plumpen Selachierschädel ist eine leichte graciöse Bauart getreten. Die weichen abgerundeten Konturen des ersteren sind durch eckige, häufig bizarre Schädelformen ersetzt, an welchen jede Muskelgrube und jeder Sehnenansatz scharf ausgeprägt erscheint. Das neue Baumaterial übertrifft das alte eben nicht allein an Resistenzfähigkeit, sondern ist ihm auch an plastischer Modellirfähigkeit weit überlegen. Auch noch innerhalb der höheren Fische lassen sich in dieser Hinsicht ganz deutliche Abstufungen auffinden. Die Knochenganoiden und ein Theil der Physostomen erinnert in den abgerundeten Konturen, in der geringen Ausbildung der Muskelgruben und Cristen noch sehr an die Selachier, und erst in den am höchsten entwickelten Gruppen der Fische, namentlich bei den Acanthopterygiern, kommt der weiter differenzirte Typus zur vollen Geltung.

Das Primordialcranium von Amia zeigt — ganz abgesehen von dem Umstande, dass es zum Theil aus anderem Material besteht, — wenig Unterschiede von dem der Selachier. Zunächst hat die Hinterhauptregion von Amia, durch Assimilation einiger Wirbel, einen anderen morphologischen Werth erhalten, als die entsprechende Region der Selachier, ohne dass ihre Gestalt durch diesen Vorgang wesentlich verändert wäre. Nur ihre Länge hat gegenüber dem Verhalten bei Selachiern bedeutend zugenommen, was sich durch den eben erwähnten Umstand ja hinlänglich erklärt.

Der nach hinten gegen die Occipitalregion abfallende Theil der Schädeldecke lässt Verhältnisse erkennen, die im Wesentlichen schon bei Selachiern bestehen. Der mediale knorpelige nach hinten gerichtete Vorsprung ist schon bei den Notidaniden als knorpelige Muskelcriste entwickelt. Eben so ist es nicht schwer in den mittleren von den Exoccipitalia eingenommenen Vorsprüngen bei Amia die durch die vorspringenden hinteren Bogengänge bedingten Knorpelleisten der Selachier zu erkennen. Bei einzelnen Haien, z. B. bei Scyllium, sind auch schon die lateralen hinteren Ecken des Schädels, die bei Amia von den Intercalaria eingenommen werden, ganz gut ausgebildet. Bei Scyllien lässt sich auch schon zwischen der Crista des hinteren Bogenganges und dem zuletzt erwähnten lateralen Schädelvorsprung eine bis in die Gegend des Postorbitalfortsatzes reichende Einsenkung des Schädeldaches erkennen, die bei Amia von den darüber liegenden Hautknochen überbrückt und zur Temporalhöhle geschlossen wird.

In der Labyrinthregion finden wir bei Selachiern die Labyrinthhöhle gegen das Cavum cranii abgeschlossen, bei Amia durch eine wahrscheinlich von der Peripherie des Acusticusloches ausgegangene Fenestration weit offen.

An der Außenfläche der Labyrinthregion sind die durch die Gelenkpfanne des Hyomandibulare bedingten Veränderungen die auffallendsten. Es ist mir schon Gelegenheit geboten worden auf die Verbreiterung des Hyomandibulare nach vorn bis zum Postorbitalfortsatz bei höheren Fischen hinweisen zu können. An dieser Stelle möchte ich nur noch hervorheben, dass von sämmtlichen Selachiern die Notidaniden in der Lage des Hyomandibulargelenks mit Amia und mit den Teleostiern noch am meisten übereinstimmen.

Die an der Schädeldecke vieler Selachier vorkommenden Parietalgruben, welche die erweiterten blinden Endabschnitte der Aquaeducti vestibuli aufnehmen, fehlen bei sämmtlichen Ganoiden und

Teleostiern. Es hängt dieses offenbar zusammen mit der geringen Ausbildung der Aquaeducti bei den höheren Fischen gegenüber den Selachiern.

An der Basis des Primordialschädels finden wir bei höheren Fischen ganz durchgehend eine Fenestration in der Gegend der Hypophysis cerebri, die bei Selachiern fehlt.

Postorbital- und Antorbitalfortsätze kommen sowohl den meisten Selachiern als auch Amia und fast allen Teleostiern zu.

In der Orbitalregion finden wir das Opticusloch der Selachier, das schon bei diesen eine beginnende Erweiterung erkennen lässt, bei Amia durch ein großes Fenster vertreten.

Der bei vielen Selachiern vorhandene knorpelige Augenträger ist bei Amia durch einen fibrösen Strang repräsentirt.

Ein durch vorspringende Leisten des Primordialcranium gebildeter Boden und eine Decke der Orbita, wie sie vielen Selachiern zukommen, sind bei Amia nur in Spuren vorhanden.

Die für Selachier sehr charakteristische Praefrontallücke der Decke des Primordialschädels fehlt bei Amia, scheint dagegen bei gewissen Familien der Knochenfische, bei Cyprinoiden und Characiniden, vorhanden zu sein.

Ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten sind im Aufbau der Nasalregion der Selachier und der höheren Fische mit Einschluss von Amia zu konstatiren. Während die Nasenöffnungen der Selachier an der unteren Fläche der Schnauze liegen, öffnen sie sich bei höheren Fischen ohne Ausnahme an der lateralen oder an der oberen Fläche des Kopfes; außerdem sind die gut entwickelten Nasenkapseln der Selachier bei Amia und bei den Knochenfischen auf ziemlich flache Gruben reducirt.

Ein dem Nasenflügelknorpel der Selachier homologes Gebilde fehlt Amia vollkommen, lässt sich jedoch, wie oben dargethan ist, bei gewissen Knochenfischen nachweisen. Ein fernerer nicht unbedeutender Unterschied in der Bildung der Nasalregion bei den höheren Fischen und bei Selachiern wird dadurch bedingt, dass bei den ersteren an der unteren Fläche der erwähnten Region Gelenkhöcker zur Artikulation mit dem vorderen Ende des Palatinbogens entwickelt sind.

Die vielen Selachiern zukommenden so charakteristischen durchbrochenen Rostra fehlen den höheren Fischen entweder gänzlich oder sind durch einfache undurchbrochene Gebilde vertreten, die sich in dieser Beziehung den Rostra der Notidaniden nähern.

Alles zusammengefasst, ergiebt sich, dass wenige Organisationsverhältnisse von Amia nicht als direkte Fortentwicklung von bei Selachiern bestehenden Verhältnissen angesehen werden können.

Hierher gehört die verschiedene Verlaufsweise des Ramus palatinus bei Selachiern und bei den höheren Fischen, deren Verhältnisse auf einander nicht direkt zu beziehen sind. Doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass wir es in diesem Falle mit einem Vikariiren von ganz differenten sensiblen Nervenästen zu thun haben, wie es bei Fischen ja sehr häufig vorkommt.

In den allermeisten Organisationsverhältnissen des Schädels lässt Amia eine direkte Weiterbildung von Verhältnissen erkennen, die schon bei Selachiern bestehen; und namentlich sind es die am wenigsten differenzirten Selachier — die Notidaniden, welche die deutlichsten Beziehungen zu Amia erkennen lassen.

Die unterscheidenden Merkmale zwischen dem Cranium von Amia und dem der Teleostier anzugeben ist sehr schwer. Es giebt eben nur sehr wenige Charaktere des Schädels von Amia, die nicht in der einen oder in der anderen Teleostierfamilie gefunden würden, und auch diese wenigen unterscheidenden Charaktere sind Amia nicht ausschließlich eigen, sondern werden auch bei anderen Ganoiden angetroffen. Hierher gehört die kontinuirliche ungefensterte knorpelige Decke des Primordialschädels, die bei Teleostiern stets Lücken erkennen lässt, dagegen unter den Ganoiden bei den Accipenseriden ihre Integrität bewahrt hat. Ein zweites wichtiges Merkmal ist der Mangel eines Os occipitale superius bei Amia und bei sämmtlichen übrigen Ganoiden, während es bei Teleostiern ganz konstant vorkommt. Ein drittes Merkmal — den schon oben besprochenen Verlauf des Nervus olfactorius in einer direkten Fortsetzung der Schädelhöhle, theilt Amia ebenfalls mit allen übrigen Ganoiden.

Nachtrag. Erst als diese Arbeit zum Druck abgegeben war, erhielt ich die Abhandlung von J. van Wijhe »Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden« Niederländ. Arch. f. Zoolog. Bd. V Heft 3, 1882), in welcher die Gehirnnerven von Amia beschrieben sind. Es freut mich, dass van Wijhe mit mir in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt. Eben so muss ich konstatiren, dass schon van Wijhe auf die Wichtigkeit der Schleimkanäle bei der Bestimmung der Knochen des Schädeldaches aufmerksam gemacht hat (l. c. pag. 228).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Ob Occipitale basilare,
Ol Occipitale laterale,
Ex Occipitale externum,
Ic Intercalare,
Pe Petrosum,
Sq Squamosum,
Psf Postfrontale,
Prf Praefrontale,
Pa Parietale,
F Frontale,
Ps Parasphenoid,
Na Nasale,
An Antorbitale,
Eth Ethmoideum,
Vo Vomer,
Smx Septomaxillare,
Pmx Praemaxillare,
Os Orbitosphenoid,
As Alisphenoid,

Oc I u. *II* erster und zweiter Occipitalbogen,
oc I, II u. *III* Austrittsöffnung des ersten bis dritten Occipitalnerven,
v Vagusloch.
gph Glossopharyngeusloch,
fa Facialisloch,
Tr Öffnung für den II. u. III. Trigeminusast,
tr Öffnung f. d. ersten Trigeminusast,
op Opticusfenster,
cb Gefäßkanal d. Occip. basilare,
ca Öffnung f. d. Carotis.
cs Canalis semicircularis anterior,
ce - - externus,
cp - - posterior,
ep Epiphysarleiste.
tg Temporalgrube.
fh Hypophysarfenster.

Fig. 1. Schädel von Amia calva von oben in natürl. Größe.
Fig. 2. - - - - - unten.
Fig. 3. - - - - - der Seite.
Fig. 4. - - - - - von hinten.
Fig. 5. Primordialschädel (nach Entfernung aller Deckknochen) von Amia calva von oben.
Fig. 6. Dessgl. von unten.
Fig. 7. Der Länge nach durchsägter Schädel von Amia von innen.
Fig. 8. Querschnitt des Schädels von Amia durch die Gegend der Nasengruben.

Diese Figur ist eben so wie die nachfolgenden nicht nach der Natur gezeichnet, sondern nach einem der Länge nach durchsägten Schädel mit Zirkel und Maßstab konstruirt.

Fig. 9. Querschnitt des vorderen Abschnittes der Orbitalregion.
Fig. 10. Dessgl. durch die Gegend der Fenestra optica.
Fig. 11. Dessgl. in der Höhe des Facialislochs.
Fig. 12. Dessgl. durch die Labyrinthregion dicht vor dem Glossopharyngeusloch.

Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 12

Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische.

Von

Dr. F. Maurer,

Assistent am anatomischen Institut in Jena.

Mit Tafel XI u. XII.

Von den knorpeligen, resp. knöchernen Bogenpaaren, welche sich bei Fischen am Anfang des Darmkanals in der Wandung der Mund- und Rachenhöhle eingelagert finden, hat sich bei Teleostiern bekanntlich nur ein Theil als wahre Kiemenbogen, das heißt als Träger respirirender Kiemenstrahlen erhalten.

Es sind in der Regel vier, seltener drei oder nur zwei Bogenpaare. Die beiden vor diesen gelagerten Paare haben sich ihrer Funktion gemäß in anderer Richtung ausgebildet. Der erste dient als Kieferbogen der Nahrungsaufnahme, der zweite, der Zungenbeinbogen, hat die Funktion eines Schutzapparates der wahren Kiemenbogen übernommen, sein unterer Theil bildet außerdem die Stütze der Zunge. Auf ihre Homologie mit den wahren Kiemenbogen werden wir unter Anderem durch verschiedene kiemenartige Bildungen, die sich an ihnen finden, hingewiesen. Bei Selachiern findet sich der Zungenbeinbogen noch kaum verschieden von den wahren Kiemenbogen, hat noch respiratorische Funktion. Auch in der Spalte zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen findet sich ein kleines, kiemenartig gebautes Organ, die sogenannte Spritzlochkieme.

Sie lagert der vorderen Wand des Spritzlochkanales an, ist jedoch nicht mehr respirirendes Organ. Bei Ganoiden, bei welchen der obere Theil des Zungenbeinbogens als Hyomandibulare sich zum Träger des Unterkiefers entwickelt hat, bei welchen ferner der Kiemendeckel großentheils im Zusammenhange mit diesem Bogen

gebildet wird, findet sich entsprechend der Spritzlochkieme der Selachier eine Pseudobranchie, die nicht mehr respirirt: ferner neben dieser eine aus einer Reihe Kiemenstrahlen bestehende Kiemendeckelkieme, die respiratorische Funktion hat.

Bei Teleostiern hat sich gleichfalls ein Organ erhalten, das in seinen Lageverhältnissen der Kieme des Zungenbeinbogens bei Selachiern, so wie der Kiemendeckelkieme der Ganoiden entspricht. Die Spritzlochkieme der Selachier, die sich bei Ganoiden als Pseudobranchie noch findet und dem Kieferbogen angehört, ist bei Teleostiern ganz rückgebildet. Auf die Zulässigkeit der Bezeichnung »Pseudobranchie« werde ich am Schlusse noch zurückkommen.

Die Pseudobranchien der Knochenfische sind längst bekannt und mehrfach beschrieben worden. Der Name »Pseudobranchie« rührt von Broussonet her, welcher betont, dass das Organ im Gegensatz zu den wahren Kiemen nur einfache Blättchen habe, dass ferner eine knöcherne Stütze fehle. Er gesteht ihr respiratorische Funktion zu.

Später hat Rathke das Organ bei Clupeen und Salmonen untersucht. Auch er lässt es kiemenartig gebaut sein. Das Blut fließt der Nebenkieme aus verschiedenen Kopfvenen zu, sammelt sich aus ihr wieder in ein Gefäß, welches sich mit dem Hauptstamme der Kiemenvenen vereinigt. Auch nach ihm bleiben demnach die Pseudobranchien respiratorische Organe. Darin stimmen mit Rathke noch Meckel und Lereboullet überein. Hyrtl war der Erste, welcher bewies, dass die Nebenkiemen mit arteriellem Blute versorgt werden. Am genauesten untersucht wurden die Pseudobranchien der Fische von Joh. Müller. Er stellte im Hinblick auf die Art ihrer Blutversorgung fest, dass sie keine respiratorische Bedeutung haben können und fand sie ferner bei einer großen Anzahl von Knochenfischen auf, bei welchen man sie in Folge ihrer unter der Schleimhaut versteckten Lage nicht gekannt hatte. Joh. Müller zeigte außerdem, dass ihre Ausbildung für die Systematik von hohem Interesse ist. Seine Abhandlung liegt der vorliegen Arbeit hauptsächlich zu Grunde.

In der neueren Litteratur findet sich nichts Genaueres über die Pseudobranchien. Weder ihr feinerer Bau noch ihre Entwicklung, besonders bei verdeckten Formen, ist seither bekannt geworden. Als Herr Geheimrath Gegenbaur mich auf diese Fragen hinwies, war es mir daher eine angenehme Aufgabe, dieselben zum Gegenstande der folgenden Untersuchungen zu machen.

Was die Verbreitung der Pseudobranchien unter den Teleostiern

anlangt, so giebt Joh. Müller ein genaues Verzeichnis der Fischarten, welche freie, verdeckte oder keine Pseudobranchien besitzen und möchte ich darüber auf ihn verweisen. — Die Lage des Organs betreffend, so findet es sich der Innenfläche des Kiemendeckels an dessen Basis, d. h. seiner Anheftungsstelle am Schädel angelagert, nach außen und etwas nach vorn von der Insertion des ersten wahren Kiemenbogens an die Basis cranii.

Die Nebenkieme besteht aus einer verschiedenen Anzahl von Federn, welche dicht neben einander gelagert sind und deren jede sich makroskopisch wie ein Kiemenstrahl darstellt. Dieselben sind mit ihrer Basis dem Kiemendeckel angeheftet, ihre Spitze ragt frei nach oben. Sie zeigen sich indessen nicht bei allen Knochenfischen in dieser Weise frei vorliegend, sondern sind bei manchen von der Rachenschleimhaut überkleidet. Danach unterscheidet Joh. Müller zwei Formen, nämlich freie oder kiemenartige und verdeckte oder drüsige Pseudobranchien. Erstere Form findet sich z. B. bei Alausa und Barbus, letztere bei Esox und Gadus. Nun beschreibt Joh. Müller diese Organe auch bei Salmo und giebt an, dass bei diesem die Federn zur unteren Hälfte von einer derben fibrösen Haut und Schleimhaut überzogen, nur in ihrer oberen Hälfte frei seien. Er rechnet diese Formen kurzweg den freien Nebenkiemen zu: ich möchte sie indessen als Übergangsform zwischen freie und verdeckte stellen, und werde noch darauf zurückkommen. Diese Form findet sich auch bei Tinca.

Was die Blutversorgung des Organes betrifft, so ist dieselbe bei erwachsenen Thieren von Joh. Müller festgestellt und möchte ich nur daran erinnern, dass drei Arten zu unterscheiden sind. Erstens können die Pseudobranchien ihr Blut beziehen aus einem Zweige des Circulus cephalicus, der aus dem dorsalen Zusammenfluss der Kiemenvenen entsteht. So finden wir es bei Esox. Ferner kann ihnen Blut zufließen durch die Arteria hyoidea, welche aus der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene entsteht. Diese Form wird durch Salmo repräsentirt. Endlich kann auch die Versorgung mit Blut aus diesen beiden Gefäßen stattfinden, wie es sich z. B. bei Gadus verhält. Bei letzterem fließen die beiden Blutgefäße in der Nähe der Basis der Pseudobranchie zusammen, so dass nur ein Stämmchen in das Organ eintritt. In allen Fällen wird demnach die Nebenkieme von Kiemenvenen d. h. arterielles Blut führenden Gefäßen versorgt. Das Blut hat, bevor es zur Nebenkieme gelangt, schon die wahren Kiemen passirt. Die Vene, welche das Blut aus

der Pseudobranchie abführt, stellt immer die Arteria ophthalmica magna dar, welche ausschließlich die Choroidea des Auges versorgt.

Man hat sich bei den Injektionen, die zur Untersuchung unentbehrlich sind, nach diesen Verhältnissen zu richten. Bei Gadus kann man von der Aorta thoracica oder der Arteria hyoidea aus die Pseudobranchie injiciren. Bei Salmo ist die Arteria hyoidea zu wählen, weil bei Injektion von der Aorta aus der größte Theil der Masse in die wahren Kiemen fließt, und eine Füllung der Nebenkieme zu hohen Druck erfordern würde.

Bei Esox ist die Aorta am geeignetsten, weil die Arterie der Pseudobranchie hier aus dem Gebiet der Aortenwurzeln direkt entspringt.

Bei allen Formen kann man die Nebenkieme von der Arteria ophthalmica magna aus allein injiciren.

Der Stamm der Arterie wie der Vene verläuft in der Basis der Nebenkieme und zwar trifft man beim Einschneiden von der Schleimhaut aus zuerst auf die Vene, tiefer liegt die Arterie. Die Gefäße verlaufen längs der Basis und stehen mit jeder Feder durch je ein Stämmchen in Verbindung. Die genaueren Verhältnisse sind später zu besprechen.

Am eingehendsten untersuchte ich zunächst die Pseudobranchie von Esox lucius Taf. XI Fig. 1). Sie ist wohl die am meisten modificirte Form. Nicht allein, dass sie unter der Rachenschleimhaut verdeckt liegt, auch ihre Lage ist nicht an der Basis des Kiemendeckels, sondern das Organ findet sich beim Hecht näher der Medianlinie, beiderseits der Basis cranii angelagert. Außerdem besteht es nicht aus einer einfachen Reihe von Federn, sondern es finden sich zwei Lagen, und die Federn sind so unregelmäßig gekrümmt, besonders in der oberflächlichen Schicht, dass bei bloßer Betrachtung das Ganze den Eindruck einer acinösen Drüse macht. Trotzdem möchte ich den Ausdruck »drüsige« Pseudobranchie vollkommen streichen, da sich nirgends ein acinöser Bau, ein Lumen oder ein Ausführungsgang nachweisen lässt. Bei der eigenthümlichen Lage und Ausbildung des Organs drängt sich naturgemäß die Frage auf: Kommen diese Verhältnisse der Nebenkieme des Hechtes von Anfang an zu, oder finden sich Jugendzustände, welche das Organ den freien Pseudobranchien anderer Knochenfische näher stehend erscheinen lassen? Ehe ich indessen zu diesen entwicklungsgeschichtlichen Fragen übergehe, erscheint es zweckmäßig, die Verhältnisse der Pseudobranchie, besonders ihren feineren Bau, beim ausgebildeten Hechte kurz klar zu legen.

Was zunächst die Lage des Organs anlangt, so bringt man es sich am besten zur Anschauung, indem man den Kopf des Hechtes auf den Rücken legt und die Copulae der Kiemenbogen so wie das Zungenbein und den Unterkiefer der Mittellinie entsprechend ventral längsspaltet. Spannt man sodann die getrennten Theile nach beiden Seiten aus einander, so ist die dorsale Gaumen- und Rachenwand leicht zugänglich gemacht. Man präparirt nun daselbst die Schleimhaut von vorn nach hinten ab und hat noch ein Stück des queren Gaumenmuskels an dessen hinterem Rande zu entfernen. Dann liegt die Pseudobranchie zu Tage, beiderseits vor und lateral von der Ansatzstelle des ersten Kiemenbogens, seitlich der Schädelbasis angelagert. Hat man durch die Aorta, wie es hier am zweckmäßigsten ist, Masse in die Gefäße injicirt, so muss man ein Stück aus der Kontinuität des Parasphenoid entfernen, um den Circulus cephalicus vollständig präpariren zu können. Man hat dann zugleich das gröbere Gefäßverhältnis der Pseudobranchie dargestellt (Taf. XI Fig. 1). Letztere zeigt sich als ein spindelförmiges Organ, schräg von vorn und medial nach hinten und lateral gelagert. Nach hinten und außen ist es ziemlich scharf zugespitzt, während es vorn und innen an der Ein- resp. Austrittsstelle der Gefäße dicker und rundlicher ist. Bei oberflächlicher Betrachtung sieht das Ganze wie eine acinöse Drüse aus. Wenn man aber die bindegewebige Hülle, die es umkleidet, entfernt, so sieht man schon mit bloßem Auge, dass es aus einer Anzahl zarter weißer Federchen zusammengesetzt ist. Noch besser bringt man dies zur Anschauung, wenn man das Organ herauspräparirt und für sich untersucht. Man findet es dann aus zwei Schichten von Federn bestehend. Die tiefere Lage (Taf. XI Fig. 2) hat eine Reihe von 12 Federn, die theils gestreckt, meist aber an der Spitze oder auch in ihrer ganzen Länge gekrümmt sind. Indessen liegen die Federn in dieser Schicht noch deutlich regelmäßig neben einander, sind schräg nach oben, außen und hinten gerichtet. In der oberflächlichen Lage (Taf. XI Fig. 3) sind die Federn viel unregelmäßiger verbogen und in Folge dessen schwerer zu entwirren. Doch gelingt es auch hier und es finden sich ebenfalls 11 oder 12 Federn. Die tiefere Lage stellt eine Platte dar, während die oberflächliche mit ihren stark gewundenen Federn mehr walzenförmig ist, wodurch die spindelförmige Gestalt des ganzen Organs bedingt wird. Am unteren Rande der Pseudobranchie, den Hecht in natürlicher Lage schwimmend gedacht, verlaufen der Längsachse des Organs entsprechend die zu- und abführenden Hauptgefäße. Dieselben bestehen

in einer Arterie und einer Vene, und zwar ist jede derselben den beiden Federlagen gemäß in zwei Äste getheilt, die sich erst an ihrer Ein- resp. Austrittsstelle am vorderen medialen Ende der Nebenkieme zu je einem Stamme vereinigen. Das Blut zuführende Gefäß, die Arterie der Pseudobranchie, ist ein 2 mm langer Ast des Circulus cephalicus, der 1 cm vor der Einmündungsstelle der ersten Kiemenvene abgeht (die Maße entsprechen einem Exemplar von 35 cm Körperlänge). Das Gefäß entspringt fast vereint mit einem Zweige, der parallel dem Parasphenoid beiderseits nach vorn zur Nase verläuft. Das Blut abführende Gefäß, die Vene der Pseudobranchie, stellt die Arteria ophthalmica magna dar. Sie verläuft zuerst nach vorn und medial, anastomosirt mit dem gleichen Gefäße der andern Seite und schlägt sich dann um den genannten zur Nase verlaufenden Ast des Circulus cephalicus, um nach vorn und außen mit dem Opticus, demselben an seiner unteren Fläche dicht angelagert, zum Auge zu treten.

Isolirt man eine Feder der Nebenkieme, um ihren Bau kennen zu lernen, so sieht man mit der Lupe, dass sie einen mittleren Kiel besitzt, welchem beiderseits je eine Reihe zarter weißer Blättchen angeheftet sind. Letztere sitzen dem Kiel schräg an, derart, dass sie nach außen und oben, der Federspitze zu gerichtet sind. Mehr kann man mit der Lupe kaum erkennen. — Um den mikroskopischen Bau der Federn kennen zu lernen, legte ich Schrägschnitte durch eine solche, nachdem sie in Paraffin eingebettet war. Der Schnitt soll so verlaufen, dass man auf der einen Seite des Kiels eine Lamelle in Flächenansicht bekommt, während auf der anderen Seite mehrere Lamellen quer und schräg getroffen werden (Taf. XI Fig. 4). Man sieht dann zunächst im Kiel einerseits die Arterie und davor einen Knorpel, andrerseits die Vene, alle drei quer getroffen. Von der Arterie zum Knorpel und zur Vene verlaufen spindelförmige, zum Theil verästelte Zellen mit länglichen Kernen.

Auf der Seite des Kiels, auf welcher mehrere Lamellen in Quer- und Schrägschnitten getroffen sind, sieht man, wie jede solche aus drei Schichten besteht: einer mittleren Blutkapillarschicht und auf jeder Seite derselben eine einschichtige Zelllage, die aus großen fast kubischen, an manchen Stellen selbst cylindrischen Zellen mit großen runden Kernen zusammengesetzt ist.

An dem Flächenschnitt durch eine Lamelle auf der anderen Seite des Kiels bekommt man ein verschiedenes Bild, je nachdem man eine der Zelllagen oder die Blutkapillarschicht trifft.

Hat man eine der ersteren vor sich, so erkennt man wieder die großen, auf der Fläche polygonalen Zellen mit ihren großen runden Kernen, deren jeder einen oder mehrere Nucleoli enthält. Trifft man die Kapillarschicht, so sieht man, wenn das Präparat injicirt ist, am schönsten die Blutvertheilung in der Lamelle Taf. XI Fig. 5. Dieselbe habe ich wesentlich anders gefunden, als Joh. Müller sie in seiner vergleichenden Anatomie der Myxinoiden angiebt, bei der Besprechung der Pseudobranchien der Knochenfische in dem Kapitel über das: »Gefäßsystem der Pseudobranchien«. Er sagt daselbst, dass die feinere Vertheilung des Blutes in der Nebenkieme nur im Allgemeinen derjenigen der wahren Kieme entspreche, indem die von der Arterie der Feder in jedes Blättchen abgehenden Ästchen in großen Bogen durch die Blättchen treten, um sich zur Vene auf der anderen Seite zu vereinigen, während bei den wahren Kiemen ein feinmaschiges Kapillarnetz sich finde. Im Gegensatz dazu sah ich die Kapillarbildung vollständig derjenigen der wahren Kieme entsprechend. Von der Arterie im Kiel geht ein kurzes Ästchen in die getroffene Lamelle, löst sich sofort in ein feinmaschiges Kapillarnetz auf und sammelt sich auf der anderen Seite wieder zu einem ebenfalls sehr kurzen Stämmchen, das sich in die Federvene ergießt. In den Maschen der Kapillaren liegen die kleinen Zellkerne dieser mittleren Lamellenschicht, welche sich mit Boraxkarmin viel intensiver färben, als die großen Kerne der Zellen der beiden äußeren Lagen.

Auf Längsschnitten durch eine Feder erkennt man außer den drei Schichten der Lamellen, dass von der Arterie des Kiels zu jedem Blättchen ein Ästchen tritt. Zuweilen entspringen die Zweige zu mehreren Lamellen gemeinsam, theilen sich erst direkt vor den Blättchen in 2—4 Ästchen, je nach der Zahl, die zu versorgen ist.

Somit kann man sich jetzt das ganze Gefäßsystem der Pseudobranchie konstruiren:

Das Organ ist in den arteriellen Kreislauf eingeschaltet, erhält Blut, welches die wahren Kiemen schon durchströmt hat. Das vom Circulus cephalicus an der oben bezeichneten Stelle abgehende Gefäß, die Arterie der Pseudobranchie, verläuft längs der Basis des Organs. Sie ist gemäß der doppelten Federlage in zwei Äste getheilt. Aus diesen Hauptästen geht zu jeder Feder ein Stämmchen ab, das in deren Kiel auf der einen Seite bis zur Spitze verläuft. Von ihm tritt zu jeder Lamelle ein Ästchen, welches sich in ein feinmaschiges Kapillarnetz auflöst. Dieses sammelt sich wieder in

ein venöses Ästchen, das sich in die auf der gegenüber liegenden Seite des Kiels laufende Vene der Feder ergießt. Die venösen Stämmchen der 24 Federn fließen zusammen zu zwei größeren Gefäßen, deren jedes längs der Basis einer Federlage verläuft und zwar oberflächlicher als die entsprechende Arterie. Diese beiden Venenstämme vereinigen sich am vorderen medialen Ende der Nebenkieme zur Pseudobranchialvene, die sich im weiteren Verlaufe als Arteria ophthalmica magna ergiebt.

Legt man Schnitte durch das ganze Organ, so bekommt man in Folge der Krümmungen der Federn eine Masse von Quer-, Schräg- und Längsschnitten dieser in einem Bilde, was das Verständnis Anfangs sehr erschwert. Man untersucht daher praktischer eine einzelne Feder zuerst in der beschriebenen Weise, worauf man sich auch in dem verworrenen Bilde eines ganzen Schnittes leichter zurecht findet. Besonders wichtig ist diese einzelne Untersuchung, um das Verhalten des Knorpels zu erkennen. Bei Schnitten durch das ganze Organ erhält man vielfach Schrägschnitte einzelner Federn, in welchen man keinen Knorpel sieht, wobei man indess nicht sicher ist, ob der betreffenden Feder ein Knorpel wirklich fehlt oder ob er nur bei der Schnittrichtung zufällig nicht getroffen ist. Legt man Querschnitte durch eine isolirte Feder, wobei der Knorpel, wenn vorhanden, getroffen sein muss, so findet man ihn merkwürdigerweise nicht in jeder Feder. In den Federn, in welchen er nachweisbar ist, lagert er immer im Kiel, zwischen Arterie und Vene, ersterer genähert. Er ist stabförmig; an den Biegungen der Feder ist er dünner als an gestreckten Stellen. Man findet Knorpel in jeder Pseudobranchie, aber nicht in jeder Feder derselben. Irgend welche Regel in Betreff des Vorhandenseins oder Fehlens war ich nicht im Stande nachzuweisen. Es gilt dies übrigens nur für die Pseudobranchie des erwachsenen Hechtes.

Was die Größe der Hechte anlangt, an welchen ich diese Untersuchungen der wohl als ausgebildet anzusehenden Nebenkiemen anstellte, so waren es Thiere von 30—50 cm Körperlänge. Um die Größenverhältnisse der Pseudobranchien wenigstens an einem Exemplare anzugeben, so betrug die Länge des rechten Organs bei einem Hechte von 37 cm Körperlänge 17 mm. Seine Dicke betrug von oben nach unten, entsprechend der Längsrichtung der Federn gemessen, 6,5 mm. Die Zahl der Federn betrug rechts in der oberflächlichen Lage 12, links 11. Die tiefere Lage hatte beiderseits 12 Federn. Die linke Pseudobranchie war 16,5 mm lang, sonst waren die Maße

wie rechts. Bei diesen größeren Thieren ist das Verhältnis der Organgröße zur Körperlänge ein konstantes; auf die Größenverhältnisse bei Jugendformen werde ich noch zurückkommen. Betrachtet man den gesammten Bau des Organs, so ist auffallend, wie kiemenähnlich derselbe ist. Zunächst entspricht jede Feder einem Kiemenstrahl. Im Kiel liegt eine längs verlaufende Arterie und eine eben solche Vene, außerdem in vielen Fällen ein Knorpelstab. Seitlich sitzen am Kiel zwei Reihen von Lamellen, genau wie die Kiemenläppchen. Die Gefäßvertheilung innerhalb der Feder entspricht ebenfalls vollkommen derjenigen im wahren Kiemenstrahl. Die einschichtigen Zelllagen, welche das Kapillarnetz des Blättchens überziehen, können dem Kiemenepithel entsprechen.

Es besteht ferner die Pseudobranchie des Hechtes aus zwei Lagen von Federn und könnte dies ebenfalls den Verhältnissen bei den wahren Kiemen entsprechen. Indessen findet sich bei allen Teleostiern mit freien, so wie bei Gadus mit verdeckten Pseudobranchien nur eine einfache Federlage und ist daher zunächst zu eruiren, ob eine doppelte Lage sich bei der Nebenkieme des Hechtes primär angelegt findet. Es ist ferner zu untersuchen, ob das Organ von Anfang an der Schädelbasis angelagert und von der Rachenschleimhaut überzogen ist. Damit fällt dann die Entscheidung, ob die beschriebenen großen Zellen der Lamellen wirklich Epithelzellen sind, zusammen. Es ist endlich noch der Blutzufluss zu beachten, d. h. zu untersuchen, ob die Pseudobranchie im Jugendzustande ebenfalls ausschließlich vom Circulus cephalicus aus versorgt wird.

Um zur Erledigung dieser Fragen die Nebenkieme in möglichst frühen Entwicklungsstadien zur Ansicht zu bringen, fertigte ich Schnittserien durch den ganzen Kopf junger Hechte an, theils Querschnitte, theils Horizontalschnitte.

Die jüngsten Hechte, die mir zur Verfügung standen, waren als 6 Tage alt bezeichnet, und hatten eine Körperlänge von 11 mm. Sie waren in Chromsäure gehärtet und in 85procentigem Alkohol aufbewahrt. — Was die Präparation anlangt, so wurden die ganzen Thiere mit Boraxkarmin durchgefärbt und nach den üblichen Regeln in Paraffin eingebettet. Zum Schneiden bediente ich mich des Schlittenmikrotoms nach Thoma. Die Dicke der Schnitte betrug 0,01 mm, wobei kein Schnitt verloren ging. Zur rascheren Orientirung machte ich zuerst Schnitte von 0,02 mm Dicke. Zur Fixirung derselben auf dem Objektträger wandte ich die Schellackmethode nach Giesbrecht an, die allen Anforderungen entsprach. — Auf Kopfquerschnit-

ten war die Pseudobranchie bald gefunden. Sie erschien in der Serie von vorn nach hinten im dritten Schnitte hinter dem Auge bei 0,01 mm Schnittdicke. Sie stellt sich dar als eine fast kreisrunde, dem Hyomandibulare angelagerte Zellenmasse, die in ihrem unteren Drittel von mehrschichtigem Epithel überzogen, von ihm durch eine dünne Lage verästelter Bindegewebszellen getrennt ist (Taf. XI Fig. 6). Das ganze springt knopfartig in die Rachenhöhle vor, liegt ziemlich hoch in der Nähe der Schädelbasis, ist ihr aber nicht direkt angelagert, da das Epithel, welches die Schädelbasis überzieht, über dem Organe vorbei zum Hyomandibulare verläuft, um von ihm aus erst auf die Pseudobranchie überzugehen.

Was den feineren Bau anlangt, so ist er nur an einzelnen Schnitten zu verstehen, da das ganze Organ im Schrägschnitt getroffen, mehr den Eindruck einer ungeordneten Zellenmasse macht. Besonders in Acht zu nehmen hat man sich bei Kopfquerschnitten mit der Beurtheilung der Frage, ob die Pseudobranchie frei, oder als ganzes Organ von Epithel überzogen ist. Man trifft nämlich in den ersten Schnitten so wie zwischen den einzelnen Federanlagen nur die Basis einer Feder, wobei das Epithel des getroffenen Blättchens natürlich direkt mit dem Epithel der Rachenhöhle zusammenhängt und einen Überzug des ganzen Organs vortäuscht. Nur in den Schnitten, in welchen man die Spitze einer Feder trifft, erkennt man als Wichtigstes zunächst, dass schon Federn angelegt sind und ferner das richtige Verhältnis derart, dass das Epithel sich sowohl zwischen die einzelnen Federn, als auch zwischen die Anlagen der einzelnen Federblättchen in einzelliger Schicht einsenkt (Taf. XI Fig. 7).

Wenn ich von Federn und Blättchenanlagen in diesem Stadium spreche, so bezieht sich dies darauf, dass man schon deutlich einen Kiel erkennt, der durch quergestellte Zellen mit großen ovalen Kernen gebildet ist. Außerdem sieht man schon in ihm längs verlaufende Gefäße, die mit embryonalen Blutkörperchen gefüllt und daher nicht zu verkennen sind. Seitlich an diesem Kiel sitzen ebenfalls in Quer- und Schrägschnitt getroffene Blättchen an, welche schon die drei Schichten erkennen lassen. Die mittlere spätere Kapillarschicht besteht aus quergestellten Zellen, wenigstens in der Nähe der Spitze der Feder, während die beiden äußeren Schichten aus je einer Zellenlage bestehen, deren Formelemente sich jetzt als wirkliche Epithelzellen deutlich nachweisen lassen, indem sie an der Grenze des Organs in das Rachenwandepithel direkt übergehen. Man trifft häufig auf demselben Schnitt zwei Federn der gleichen

Pseudobranchie, so dass es den Eindruck macht, als sei eine doppelte Federlage schon in diesem Stadium vorhanden. Dass dieses Verhältnis indess nur durch den schrägen Verlauf des Schnittes durch das Organ bedingt ist, zeigt sich erstens durch Vergleich mit jungen Salmonen, bei welchen man auf Kopfquerschnitten oft zwei, selbst drei Pseudobranchialfedern findet, während doch die Nebenkieme des Lachses zeitlebens nur eine einfache Federlage zeigt; andererseits durch Vergleichung mit Horizontalschnitten durch Hechtköpfe gleichen Alters, an welchen man überhaupt über die ganze Konfiguration und den feineren Bau des Organes klarer wird. Man erkennt nicht nur deutlich wieder das Lageverhältnis zum Hyomandibulare, sondern auch die schräge Lagerung des ganzen Organs. Ferner kann man die Zahl der angelegten Federn feststellen, da der Schnitt die Nebenkieme in ihrer ganzen Länge durchzieht.

Es zeigt sich zunächst als am meisten in die Augen springend, dass sich nur eine einfache Lage von Federn findet. Diese besteht aus drei mittleren deutlich zu trennenden Federn, während zu beiden Seiten die Anlagen von einerseits vier, andererseits fünf Federn zu erkennen sind. Wenn man das Epithel beachtet, so zeigt sich, dass es sich genau so verhält wie das Epithel an den wahren Kiemen in diesem Stadium, d. h. die einzelnen Federn sind getrennt durch zwischen sie einbiegendes Epithel und eben so gehen die später die Lamellen überziehenden großen Zellen direkt in dasselbe über. Demnach sind sie unzweifelhaft als Epithelzellen aufzufassen. Ferner erkennt man, dass die im Kiel jeder Feder querlagernden Zellen neben den Gefäßen die Knorpelanlage darstellen und zwar vermisst man dieselbe in keiner Feder.

Fassen wir Alles, was wir an der Pseudobranchie des Hechtes finden, zusammen, so zeigt sich dieselbe der medialen Fläche des Hyomandibulare mit ihrer Basis angeheftet. Die Spitzen der Federn ragen nach oben und sind frei. Es finden sich zwölf Federn in einfacher Lage angelegt. Das Mundhöhlenepithel, welches am Querschnitt betrachtet mehrschichtig von unten heraufzieht, biegt, an die Pseudobranchie gelangt, nach der Medianlinie zu um und umkleidet von unten her etwa ein Drittel des Organs, so dass gerade die Basis, d. h. die Ansatzstelle ans Hyomandibulare davon überzogen ist. Das Epithel lagert hier der Pseudobranchie nicht direkt an, sondern ist durch lockeres Bindegewebe mit verästelten, zum Theil pigmentirten Zellen davon getrennt. In diesem Bindegewebe liegt an der am weitesten in die Mundhöhle prominirenden Stelle ein Gefäß, das

im Querschnitt getroffen ist und sich im Verlauf der Serie als Arteria ophthalmica magna, d. h. Pseudobranchialvene ergiebt (Taf. XI Fig. 6 *v*). Von diesem Gefäße an biegt das Epithel einschichtig auf die einzelnen Lamellen der Federn über; der Übergang ist deutlich zu erkennen. Von der Pseudobranchie setzt sich dann das Epithel wieder fort, zunächst das obere Ende des Hyomandibulare, resp. den ihm angelagerten Muskel überziehend, um dann auf die Schädelbasis überzugreifen und die obere Rachenwand zu bedecken. Es ist in diesem Stadium noch als sehr wichtig das Verhalten des Blutzuflusses zur Pseudobranchie zu beachten. Man erkennt, obgleich Injektionen bei den schon gehärteten Thieren unmöglich sind, die Gefäße leicht durch die Füllung mit embryonalen Blutkörperchen, kleinen rundlichen Zellen mit hellem Protoplasma und runden, sehr intensiv gefärbten Kernen. Es zeigt sich schon bei diesem Jugendstadium der Ast, der vom Circulus cephalicus kommend die Nebenkieme versorgt. Daneben findet sich aber ein gleich großes Gefäß, das vom Hyomandibulare aus, dieses durchsetzend, zur Pseudobranchie tritt (Taf. XI Fig. 6 *a*). Dieses letzte Gefäß entspricht in seinem Verlauf vollkommen der Arteria hyoidea, wie sie bei vielen Knochenfischen im ausgebildeten Zustande sich findet. Sie stellt die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene dar, verläuft innen längs des Zungenbeins nach oben, durchbohrt das Hyomandibulare und tritt zur Pseudobranchie an deren Basis. Das ganz gleiche Gefäß konnte ich bei jungen Cyprinoiden und Salmonen auf Querschnitten nachweisen. Bei diesen persistirt es durchs ganze Leben. An Horizontalschnitten durch den Kopf eines 6 Tage alten Hechtes sieht man, dass dieses Gefäß in der Basis der Nebenkieme selbst mit dem vom Circulus cephalicus kommenden Aste anastomosirt. Bei Hechten von 2—3 cm Körperlänge konnte ich nur ein ganz enges Lumen von diesem Gefäße nachweisen, theils an Quer- theils an Horizontalschnitten: bei Hechten von 12—13 cm Körperlänge fand ich keine Spur mehr von einem Aste der Arteria hyoidea zur Pseudobranchie, obgleich an diesen Thieren Injektionen leicht gelangen.

Was die wahren Kiemen in dem frühesten Stadium, das ich untersuchte, anlangt, so zeigten sich vielfach Querschnitte einzelner Kiemenstrahlen, in deren Mitte große ovale Zellen lagen, welche die Anlage des Knorpelstabes vorstellen. Zu beiden Seiten von diesen liegt je ein Gefäßquerschnitt. Das Ganze ist von einer Epithelschicht umkleidet. An der Basis des Strahles beginnt schon beiderseits die Ausbildung von Kiemenläppchen, die an der Spitze des Strahls

noch fehlen. Dabei zeigt sich die mittlere, spätere Kapillarschicht angelegt in quergestellten Zellen, zwischen welchen an manchen Stellen schon Lücken vorhanden sind. In letzteren lassen sich vielfach Blutkörperchen nachweisen. Ein gleiches Verhalten zeigt die Kapillarschicht der Pseudobranchie in diesem Stadium.

Um das weitere Verhalten der Nebenkieme zu erkennen, insbesondere die Vorgänge beim Überwachsen der Schleimhaut über das ganze Organ, mussten ältere Thiere in Serien geschnitten werden. Die betreffenden Hechte hatten eine Körperlänge von 2—3 cm. Bei ihnen zeigte sich auf dem Querschnitt, dass das ganze Organ etwas vom Hyomandibulare abgerückt, von ihm durch lockeres Bindegewebe, aus verästelten Zellen mit spindelförmigen Kernen bestehend, getrennt war. Die Spitzen der Federn ragten nicht mehr frei nach oben der Schädelbasis zu, sondern sie waren von mehrschichtigem Epithel überzogen. Dazu fand sich, dass eine Epitheldupliktur an der Basis der Pseudobranchie mit einer eben solchen vom Gaumen kommenden verwächst. Die Duplikatur hebt sich faltenartig von der Pseudobranchie so wie von der Gaumenwand ab, wird gebildet durch die darin verlaufende Arteria ophthalmica magna. Wenn beide Doppellamellen verwachsen sind, so versteht man auch, wie die Pseudobranchie des Hechtes von dem Hyomandibulare abrückend an die Schädelbasis gelangt ist. Die Verwachsung dieser Duplikaturen erfolgt von vorn nach hinten und ist in diesem Stadium bis zum hinteren Drittel fortgeschritten (Taf. XII Fig. 8—11). In Folge dessen wird ein Stück Schleimhaut taschenförmig abgeschnürt, welches indessen späterhin verschwindet, bei Hechten von 12—15 cm Körperlänge wenigstens nicht mehr nachzuweisen ist. In dem vorgenannten Stadium findet sich ebenfalls noch eine einfache Federlage, indess zeigen sich am vorderen medialen Ende des Organs die Anlagen neuer Federn, die vor der ersten Lage sich nach hinten zu erstrecken beginnen, und die oberflächliche Lage bilden. In Folge dieser späteren Entwicklung, da die Schleimhautverwachsungen schon begonnen haben und die Raumverhältnisse an der Schädelbasis engere geworden sind, werden hier die Federn mehr gekrümmt und die ganze Lage bleibt kürzer, nimmt an Dickenausdehnung mehr zu, als die erste Federlage, die noch günstigere Verhältnisse zu ihrer Ausdehnung fand. — Einer jeden Feder kommt in diesem Stadium noch ein axialer Knorpel zu, den man auf Horizontalschnitten deutlich nachweisen kann. Eben so zeigt sich die Bildung der oberflächlichen Federlage auf Horizontalschnitten am besten, während

man zum Nachweis der Schleimhautverwachsung Querschnitte nicht entbehren kann. An der ersten Federlage sind die Lamellen in diesem Stadium schon deutlich entwickelt, die Epithelzellen, welche die Kapillarschicht umkleiden, sind sehr groß. Auch an den wahren Kiemenstrahlen sind die Läppchen ausgebildet; das Epithel besteht im Gegensatz zum Pseudobranchialepithel aus kleinen platten Zellen.

Was die Vorbereitung zum Schneiden betrifft, so war natürlich Entkalken der Thiere nothwendig. Da ich wenig Zeit hatte, riskirte ich einen Versuch mit 2procentiger Salzsäure in 70procentigem Alkohol und fand, dass die Gewebe nach dreitägigem Verweilen in der Flüssigkeit nicht gelitten hatten und die Objekte gut schneidbar waren. Von 12 cm langen Hechten entkalkte ich nur die Köpfe, ließ sie 8 Tage in der genannten Flüssigkeit und erhielt brauchbare Querschnitte, obgleich das Parasphenoid nicht völlig entkalkt war. Die Gewebe waren gut erhalten.

Wenn ich oben sagte, dass die Pseudobranchialfedern bei den 2 cm langen Hechten nicht mehr mit ihrer Spitze frei nach oben der Schädelbasis zu gerichtet sind, sondern von mehrschichtigem Epithel überzogen erscheinen, so geht daraus hervor, dass dem Vorgang der Verwachsung der Duplikaturen ein anderer vorausgegangen sein muss, welcher das Organ zuerst unter eine einfache Epitheldecke brachte. Es war mir lange nicht klar, in welcher Weise dieser Vorgang aufzufassen sei, und ich glaubte, es sei bei den jugendlichsten Formen doch schon ein einfacher Epithelüberzug des ganzen Organes vorhanden. Eine Vergleichung mit Jugendzuständen von Salmo und Leuciscus zeigte indess, dass es sich hier um einfache Verwachsung des Epithels handelt, welches den Kiel jeder Feder überzieht und von diesem auf die Lamellen übergeht. Es resultirt die Verwachsung bei Esox aus dem engen Zusammenlagern der Federn, wodurch diese sich wesentlich von den wahren Kiemen unterscheiden. Bei letzteren wachsen die Strahlen frei der Länge nach aus, wodurch zugleich die Kiemenblättchen aus einander rücken können. An dem geraden Auswachsen sind die Pseudobranchialfedern durch die Schädelbasis verhindert (bei Esox). Dadurch wird einerseits die Federachse gezwungen sich zu krümmen, andererseits müssen die Lamellen dicht bei einander sitzen bleiben. Das Abrücken des Organes vom Hyomandibulare und das Herantreten an die Schädelbasis steht wohl in kausalem Zusammenhange mit der Schleimhautverwachsung und

diese mag abhängen von der ausschließlichen Blutversorgung der Pseudobranchie vom Circulus cephalicus aus.

Um die Nebenkiemen in früheren Stadien anderer Formen in Vergleichung ziehen zu können, fertigte ich Querschnitte von Salmo 14 mm lang und Leuciscus 18 mm lang an, bei welchen diese Organe zeitlebens, bei Salmo wenigstens an der Spitze frei sind. Es zeigte sich die Pseudobranchie eben so wie bei Esox dem Hyomandibulare angelagert. Auch verhielt sich das Epithel genau wie beim Hechte. In der Achse der Federanlage finden sich die großen quergestellten Zellen, daneben die Gefäße. Überzogen sind sie mit hohem Epithel, welches direkt in dasjenige der Rachenschleimhaut übergeht. Die durch das Hyomandibulare tretende Arteria hyoidea war ebenfalls vorhanden. Ein Ast des Circulus cephalicus zur Pseudobranchie fehlt. Es mag gerade desshalb das Organ am Hyomandibulare, resp. Kiemendeckel späterhin gelagert bleiben, weil die Blutversorgung von dieser Seite und nicht von der Basis cranii her durch einen Ast des Circulus cephalicus besorgt wird. Aus demselben Grunde bleiben die Schleimhautverwachsungen aus und kann sich das Organ frei und in einfacher Federlage ausbilden. In Übereinstimmung mit dieser Auffassung steht noch der Umstand, dass bei Gadus, bei welchem der Blutzufluss ein doppelter, sowohl vom Circulus cephalicus als von der Arteria hyoidea zeitlebens bestehen bleibt, das Organ gleichfalls von Schleimhaut überzogen, indessen nicht so nahe an die Schädelbasis gerückt ist wie bei Esox. Es wären Jugendstadien von Gadus auf die Verhältnisse der Epithelverwachsungen noch zu untersuchen. Bei Muraena fehlt die Pseudobranchie im erwachsenen Zustande ganz, wie Joh. Müller nachgewiesen hat. Um zu finden, ob sie nicht etwa embryonal vorhanden sei und erst im Verlauf der individuellen Entwicklung sich rückbilde, machte ich Kopfquerschnitte von 7 Tage alten Aalen, fand aber nirgends ein der Nebenkieme gleichendes Organ. Bei der ersten Betrachtung glaubte ich ein solches gefunden zu haben, es stellt sich das Gesehene indess bald als der Anfang des ersten Kiemenbogens heraus.

Was die ausgebildete Pseudobranchie anlangt, so untersuchte ich sie noch bei Salmo, Alausa, Tinca und Gadus.

Bei Salmo salar sitzt das Organ an der medialen Fläche der Basis des Kiemendeckels. Es bestand bei einem Kopf von 19,2 cm Länge (von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Opercularrande gemessen) jederseits aus 35 Strahlen.

Diese sitzen in einfacher Reihe mit ihrer Basis dem Kiemen-

deckel an, sind in ihrer unteren Hälfte von einer derben Schleimhaut gemeinsam überzogen, enden oben frei, wie die wahren Kiemenstrahlen. Den Vorgang bei der Verwachsung der unteren Federhälfte fasse ich gerade so auf, wie die erste Verwachsung bei Esox, d. h. das Epithel auf den prominentesten Stellen der neben einander liegenden Kiele verwächst. Der Vorgang bleibt bei Salmo nur unvollständig. Die freien Federspitzen sind nicht alle gerade gestreckt, sondern zum Theil verbogen, so dass manche über einander gelagert sind. Der längste Horizontaldurchmesser der Pseudobranchie betrug 28 mm, der größte vertikale 13 mm.

Bei Alausa und Barbus findet sich ein Unterschied gegen Salmo, in so fern die Strahlen der Nebenkieme bis zu ihrer Basis frei, nicht in ihrer unteren Hälfte von Schleimhaut gemeinsam überzogen sind.

Die Lage des Organs bei Gadus entspricht derjenigen bei Salmo, nur ist es ganz von Schleimhaut überzogen. Die Zahl der Nebenkiemenstrahlen beträgt 5; der Horizontaldurchmesser 20 mm, der Vertikaldurchmesser 12 mm bei 16 cm Kopflänge.

Was den feineren Bau der Pseudobranchie dieser Fische anlangt, so ist er im Wesentlichen dem bei Esox gleich. Bei Salmo, Tinca, Barbus fand sich ein Knorpelstab in jeder Feder, bei Gadus nur in einigen. Die Blutvertheilung innerhalb des Organs ist genau wie bei Esox. Das Verhältnis des Blutzuflusses wurde schon erörtert. Die Hauptgefäße verlaufen stets längs der Basis des Organs. Die Lamellen der Federn zeigen die drei Schichten. Die mittlere Kapillarschicht verhält sich immer kiemenartig, dagegen zeigen die deckenden Epithellagen in der Ausbildung ihrer Zellen beträchtliche Verschiedenheiten. Am größten fand ich die Zellen bei Esox. Die folgenden Maße sind einem Hechte von 40 cm Körperlänge entnommen. Die Dicke der Kapillarschicht betrug 6 μ. Im Querschnitt hatten die Pseudobranchialepithelzellen eine Höhe von 30 μ, eine Breite von 22 μ. Auf der Fläche gesehen waren die Zellen polygonal, maßen 15—20 μ. Die Kerne waren kugelig, 6—8 μ im Durchmesser. Bei Gadus betrug die Dicke der Kapillarschicht 8 μ. Die Epithelzellen waren 13 μ hoch und 20 μ breit. Die Kerne letzterer hatten einen Durchmesser von 5 μ, die Körperlänge des Gadus betrug 46 cm. Bei Tinca vulgaris von 19 cm Körperlänge betrug die Dicke der Kapillarschicht 6 μ. Die Epithelzellen hatten eine Höhe von 12 μ, Breite von 16 μ. Der Durchmesser ihrer kugeligen Kerne betrug 5 μ. Bei Salmo endlich fand sich die

Kapillarschicht 10 μ dick. Die Höhe der Epithelzellen betrug nur 6 μ, ihre Breite 21 μ. Die Kerne hatten 5 μ im Durchmesser. Die Länge des ganzen Kopfes betrug 19,2 cm. Sämmtliche angegebenen Maße sind durchschnittlich zu nehmen. Sie sollen die Ausbildung der Zellen im Allgemeinen veranschaulichen. An der Spitze der Feder, so wie dicht am Kiele sind die Elemente natürlich kleiner.

Es zeigt sich bei Vergleichung der Zahlen, dass die Epithelzellen der Nebenkiemenlamellen bei Esox am größten sind. Ihm folgt Tinca, deren Zellen im Verhältnis zur Körperlänge Esox an Größe sogar fast gleich stehen. Dann folgt Gadus und endlich Salmo. Bei letzterem namentlich sind die Zellen ganz flach.

Was die Größe des ganzen Organes anlangt, so findet man sie bei Esox in verschiedenen Stadien folgendermaßen. Bei den kleinsten Hechten von 11 mm Körperlänge maß die Pseudobranchie in ihrer größten Länge 0,7 mm, ihre Dicke betrug bei noch einfacher Federlage 0,19 mm, ihre Höhe, entsprechend der Längsrichtung der Federn 0,24 mm. Bei Hechten von 2 cm Körperlänge fand ich das Organ 1,33 mm lang, 0,27 mm dick, 0,38 mm hoch; auch hier bei noch einfacher Federlage. Bei Esox von 12,5 cm Länge war schon eine zweite oberflächliche Federlage vorhanden, überlagerte aber nur etwa die Hälfte der unteren Lage der Länge nach. Die Länge der Pseudobranchie betrug 4,2 mm, ihre Dicke vorn, wo die doppelte Lage sich findet, 2,3 mm, in der hinteren Hälfte bei nur einfacher Lage 0,9 mm. Die Höhe maß 1,3 mm.

Die Größe der Pseudobranchialzellen in den verschiedenen Stadien anlangend, so findet sie sich wie folgt: Die Dicke der Kapillarschicht betrug bei 11 mm langen Hechten 4 μ. Die Höhe der Epithelzellen 9 μ, ihre Breite 11 μ. — Bei Esox von 2 cm Körperlänge hatte die Kapillarschicht eine Dicke von ebenfalls 4 μ; die Epithelzellen eine Höhe von 10,5 μ, eine Breite von 15 μ. Der Kerndurchmesser war 8 μ. — Bei 12,5 cm langen Esoces war die Kapillarschicht der Pseudobranchiallamellen 5 μ dick, die Höhe der Epithelzellen betrug 14 μ, ihre Breite 24 μ, Kerndurchmesser nur 5 μ. Die betreffenden Zahlen vom ausgewachsenen Hecht sind schon gegeben.

Man sieht bei Vergleichung der Zahlen, dass die Gesammtgröße des Organs im Verhältnis zur Körperlänge während der Entwicklung abnimmt. Trotzdem erreichen die Epithelzellen eine hohe Ausbildung. Es wird angegeben, dass das Organ zur Laichzeit anschwelle; ich konnte darüber bis jetzt keine Beobachtungen machen.

Als ich anfing die Pseudobranchie zu untersuchen, wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass die Thyreoidea und Thymus der Teleostier in verschiedener Weise beschrieben worden seien und die Möglichkeit lag nahe, dass die Nebenkieme vielleicht als eine dieser Drüsen früher gedeutet wurde. Was ich über die Thyreoidea in der Litteratur fand, zeigt, dass hier die Pseudobranchie nie in Frage kam, weder dem Bau, noch der Lage nach. Stannius giebt in seinem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere (1. Buch, Die Fische, Kapitel über Gefäßdrüsen und Fettkörper) an, dass die Schilddrüse bei Ganoiden und Teleostiern unterhalb der Copulae der Kiemenbogen lagert, den Kiemenarterienstamm an seinem vorderen Ende umgiebt. Was ihren Bau anlangt, so soll sie aus Bläschen zusammengesetzt sein, die mit klarer Flüssigkeit gefüllt und durch Bindegewebe von einander getrennt sind.

Auch nach Leydig (Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien) liegt die Schilddrüse ventral, umlagert die Kiemenarterien, hat acinösen Bau.

Das hier nach Stannius und Leydig beschriebene Organ fand ich bei allen von mir untersuchten Fischen auf. Es stellt ein paariges Packet von geschlossenen Acinis dar, die mit einschichtigem Epithel ausgekleidet und mit Flüssigkeit gefüllt sind. Sie lagern direkt dem Kiemenarterienstamm an. Bei Esox sah ich solche Acini jederseits in zwei Packeten, das hintere an der Abgangsstelle der Arterie des dritten und vierten Kiemenbogens vom gemeinsamen Kiemenarterienstamme, ein zweites weiter vorn, da wo die Kiemenarterie sich theilt, in zwei Äste für den ersten und zweiten Kiemenbogen. In wie weit diese Bildungen etwa entwicklungsgeschichtlich zu den Kiemenbogen in Beziehung stehen, bleibt vorerst dahingestellt. Bei den jüngsten Hechten fand ich schon die geschlossenen Bläschen.

Was die Thymus anlangt, so sind die Verhältnisse weniger klar. Leydig giebt in seinem oben citirten Werke an, dass die Thymus der Knochenfische unter der die Kiemenhöhle auskleidenden Haut liege, in der Gegend der häutigen Kommissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbinde, längs des Os scapulare Cuvieri. Was den Bau betrifft, so soll sie aus Acinis bestehen, welche in eine weite Höhle münden, die durch die ganze Länge der Drüse zieht, gefüllt ist mit zäher Flüssigkeit und zelligen Elementen; ein Ausführgang fehlt. Stannius giebt in seinem oben genannten Werke von der Thymus der Knochenfische an, dass sie

gelagert sei an der hinteren Grenze des Schultergürtels, längs der Scapula, auf dem Truncus lateralis nervi vagi. Sie sei von eigener häutiger Hülle umschlossen. Den Bau anlangend, so sei die Oberfläche höckerig, durch vorragende Acini. Letztere enthielten zähe gelbe Flüssigkeit mit Zellkernen, Pigmentzellen, Fettkugeln und -Zellen.

Ein derartig gebautes und gelagertes Organ konnte ich bei den von mir untersuchten Fischen nicht nachweisen. Es kann hier möglicherweise Pseudobranchie und Kopfniere in Frage kommen, doch sind diese Verhältnisse noch genauer zu studiren.

Wenn wir nun nach einer Erklärung der Pseudobranchie suchen, so ist wohl die wichtigste Frage zunächst die: Ist sie ein den Kiemen homologes Organ? Die Blutversorgung ist derart, dass von einer respiratorischen Funktion nicht mehr die Rede sein kann. Allein, dass sie nicht mehr vorhanden ist, beweist nicht, dass sie niemals vorhanden war. Es können sich die betreffenden Gefäße eben so gut phylogenetisch rückgebildet haben, wie sich der Pseudobranchialast der Arteria hyoidea beim Hechte noch ontogenetisch rückbildet.

Was den Bau der Pseudobranchie anlangt, so habe ich ihn als vollkommen dem der wahren Kiemen entsprechend geschildert; nur sind die dem Kiemenepithel entsprechenden Zellen mächtiger entwickelt, was indessen mit der veränderten Funktion in Zusammenhang stehen mag. Ein Knorpelstab findet sich bei freien Pseudobranchien in jeder Feder, bei Esox in Jugendzuständen ebenfalls. Es beweist dies zusammen mit dem Bau schon die Homologie der Nebenkiemen mit den wahren Kiemen; auf die Lageverhältnisse komme ich gleich noch zu sprechen.

Dass die verdeckte Pseudobranchie des Hechtes den freien Nebenkiemen anderer Knochenfische homolog ist, ergiebt sich erstens aus dem Bau, zweitens aus dem Umstande, dass sie im Jugendzustande eben so frei ist wie die zeitlebens freie Pseudobranchie anderer Teleostier. Ferner ist eine Arteria hyoidea als Nebenkiemenarterie beim Hechte ebenfalls angelegt, bildet sich erst ontogenetisch zurück, so dass die Nebenkieme später ausschließlich vom Circulus cephalicus aus versorgt wird. Bei Gadus finden wir in so fern eine Mittelstellung, als hier der Blutzufluss stets ein doppelter bleibt.

Was die Lageverschiedenheit anlangt, so ist das Näherrücken der Pseudobranchie von Esox an die Schädelbasis rein durch die Schleimhautverwachsung und die genannte Veränderung des Blut-

zuflusses bedingt, zwei Vorgänge, die, wie gesagt, erst ontogenetisch stattfinden und bei der Beurtheilung des Organs nicht in Frage kommen. Es ist somit nicht mehr zweifelhaft, dass die verdeckten und freien Nebenkiemen verschiedener Knochenfische einander homologe Organe sind; eben so steht außer Frage, dass die Pseudobranchien der Knochenfische den wahren Kiemen homologe Organe darstellen.

Eine andere Frage ist die, in welchem Verhältnis die Pseudobranchie der Teleostier zur Pseudobranchie und Kiemendeckelkieme der Ganoiden, so wie zur Spritzlochkieme der Selachier steht.

Nach Joh. Müller sind Spritzlochkieme der Selachier, Pseudobranchien der Ganoiden und Teleostier homologe Organe, während die Kiemendeckelkieme der Ganoiden, welche der Kieme des Zungenbeinbogens bei Selachiern entspricht, bei Teleostiern ganz rückgebildet ist. Joh. Müller begründet dies mit dem Verhältnis der Blutversorgung.

Spritzlochkieme und Pseudobranchie erhalten immer arterielles Blut aus der ventralen Verlängerung der ersten Kiemenvene, während die Kiemendeckelkieme der Ganoiden ihr Blut aus der ersten Kiemenarterie bezieht, demnach respiratorisch fungirt. Dass die Gefäßvertheilung nicht von maßgebender Bedeutung sein kann, beweist schon das verschiedene Verhalten derselben bei den Knochenfischen. Die Lage der Teleostiernebenkieme am Hyomandibulare spricht für Zugehörigkeit dieses Organs zum Zungenbeinbogen.

Es werden demnach als Pseudobranchie in den verschiedenen Klassen der Fische ganz verschiedene Organe bezeichnet. Die Spritzlochkieme der Selachier ist homolog der Pseudobranchie der Ganoiden, nicht aber der Pseudobranchie der Knochenfische. Letztere gehört vielmehr dem Zungenbeinbogen an und ist daher homolog der vorderen Kiemenblättchenreihe in der ersten Kiementasche der Selachier, die dem Zungenbeinbogen angehört, und homolog der Kiemendeckelkieme der Ganoiden. Es ist somit richtiger das Organ bei Teleostiern nicht als Pseudobranchie sondern als Kiemendeckelkieme zu bezeichnen.

Die Kiemendeckelkieme ist, wie oben dargethan, unzweifelhaft als rückgebildete Kieme aufzufassen. Bei vielen Teleostiern aber und besonders bei Esox ist sie in anderer Beziehung mächtig entwickelt, was, wie gesagt, mit ihrer Funktion in Zusammenhang stehen mag, eine andere Erklärung könnte ich mir wenigstens nicht denken. Was diese Funktion anlangt, so hat Joh. Müller zwei Möglich-

keiten aufgestellt. Einmal soll nach der alten Auffassung der Blutgefäßdrüsen das Blut in unbekannter Weise chemisch verändert werden, andrerseits soll die rasche Auflösung in Kapillaren kurz vor Eintritt ins Auge regulirend auf den intraocularen Druck wirken. — Wenn man den Bau berücksichtigt, so ist das Fehlen eines Ausführgangs und jedes sonstigen Lumens entscheidend dafür, dass die Pseudobranchie keine Drüse sein kann. Auf der anderen Seite ist die mächtige Entwicklung der Lamellenepithelzellen auffallend, die bei Esox am stärksten ausgebildet, bei anderen Formen indess auch nicht zu verkennen ist. Diesen Zellen kommt wohl sicher eine funktionelle Bedeutung zu. Endlich ist das Verhältnis zum Auge, auf welches schon Joh. Müller aufmerksam macht, charakteristisch. Ob übrigens die Regulirung des intraocularen Druckes die Hauptfunktion ist, halte ich desshalb für sehr zweifelhaft, weil das Blut, das zur Nebenkieme kommt, die Kapillaren der wahren Kiemen schon durchlaufen hat und desshalb nicht unter direkter Einwirkung der Herzkraft mehr steht. Dass endlich die Pseudobranchien keine unentbehrlichen Organe sind, geht schon daraus hervor, dass sie vielen Teleostiern gänzlich fehlen. Etwas Positives über ihre Funktion vermag ich nicht anzugeben.

Die Resultate vorliegender Arbeit zum Schlusse kurz zusammenfassend, so sind es folgende, die ich den Beobachtungen von Joh. Müller zufügen möchte:

Die Pseudobranchie des Esox lucius lagert ursprünglich dem Hyomandibulare in derselben Weise an, wie bei Knochenfischen mit freien Nebenkiemen.

Sie ist ferner im Jugendzustande eben so frei, wird erst später verdeckt, theils durch einfache Verwachsung des Epithels der Federkiele, theils durch Verwachsung von epithelialen Doppellamellen.

Jede Feder zeigt in der Anlage einen axialen Knorpelstab, der sich bei Teleostiern mit freien Nebenkiemen erhält, bei Esox in einem Theile der Federn später nicht mehr nachweisbar ist, ohne dass darüber bestimmte Regeln anzugeben wären.

Jede Pseudobranchiallamelle besteht aus einer mittleren Kapillar- und jederseits einer einfachen Epithelschicht. Die Zellen der letzteren sind groß, polygonal, besitzen große runde Kerne mit deutlichen

Nucleolis. Bei Esox sind dieselben stärker entwickelt als bei anderen Knochenfischen.

Die gröbere Gefäßvertheilung anlangend, so ist bei Esox die im ausgebildeten Zustand einzige Zufuhr von Blut zur Pseudobranchie durch einen Ast des Circulus cephalicus nicht die einzig angelegte, sondern es findet sich bei sechs Tage alten Hechten außer diesem Gefäß ein zweites eben so starkes, welches der Arteria hyoidea anderer Teleostier entspricht. Dieses letztere Gefäß wird bei Esox früh rückgebildet, so dass es bei 12 cm langen Thieren nicht mehr nachweisbar ist.

Mit der Rückbildung dieses Gefäßes und mit der Verwachsung der epithelialen Doppellamellen rückt die Nebenkieme des Hechtes vom Hyomandibulare ab und kommt seitlich an die Basis cranii zu liegen.

Die Auflösung der Pseudobranchialarterie in die Federlamellen gleicht vollkommen der Auflösung der Arterien der wahren Kiemen in die Kiemenblättchen, d. h. es findet sich ein feinstes engmaschiges Kapillarnetz.

Die Pseudobranchie des Hechtes ist ursprünglich nur in einer einfachen Lage von Federn angelegt; erst mit der Schleimhautverwachsung beginnt vom vorderen inneren Ende des Organs her die zweite Lage auszuwachsen. Dieselbe liegt oberflächlicher als die ursprünglich vorhandene, ihre Federn sind unregelmäßiger gekrümmt, die ganze Lage ist kürzer und dicker, besteht aber, wie die erste, aus 11—12 Federn.

Die Pseudobranchie ist nach ihrem anatomischen Bau ein den wahren Kiemen homologes Organ.

Es sei hier noch bemerkt, dass vorliegende Arbeit nur einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien darstellt. Eine genauere Bearbeitung möchte ich mir für die nächste Zeit vorbehalten.

Es ist noch das Verhältnis zu den accessorischen Kiemen der Selachier und Ganoiden klar zu legen; ferner sind die Nebenkiemen noch bei anderen Knochenfischen auf ihre Entwicklung und ihren feineren Bau zu untersuchen. Endlich sind im Anschluss daran die Organe, die man als Schilddrüse und Thymus bei Teleostiern beschrieben hat, ihrer Entwicklung und ihrem Bau nach festzustellen.

Zum Schlusse sage ich Herrn Geheimrath Gegenbaur, so wie Hern Professor G. v. Koch für die freundliche Hilfe, so wie für das

mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellte Material meinen herzlichsten Dank.

Jena, Sommer, 1883.

Litteratur-Verzeichnis.

Joh. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, 2. Abschnitt: Vom Gefäßsystem der Nebenkieme und accessorischen Athemorgane, und von der Natur der Nebenkiemen der Fische. Erschienen in: Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften, Berlin 1839 (pag. 213).

Joh. Müller, Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin, Berlin 1840 u. 41. Über Nebenkiemen und Wundernetze (Berlin 1840 pag. 101). Fortgesetzte Untersuchungen über die Pseudobranchien. Berlin 1841 pag. 263.

Joh. Müller, Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische, in: Wiegmann, Erichson: Archiv für Naturgeschichte, Berlin 1845 pag. 91.

C. Vogt, Embryologie des Salmones, Neuchatel 1842.

Broussonet, Ichthyologia, London 1782.

Lereboullet, Anatomie compar. de l'appareil respiratoire dans les animaux vertebrés. Paris 1838.

Rathke, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, Abth. IV.

Meckel, System der vergleichenden Anatomie, Band IV. Halle 1833.

Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.

Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1. Buch, Die Fische. Berlin 1854.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI u. XII.

Fig. 1. Circulus cephalicus und Gefäße der Pseudobranchie von Esox lucius. *Ps* Pseudobranchie; *a.P* Arterie der Pseudobranchie, ein Zweig des Circulus cephalicus; *c.c* Circulus cephalicus; *a.o.m* Arteria ophthalmica magna; *n* Gefäß zu Nase und Gaumen; *I, II, III, IV* Venen der betreffenden Kiemenbogen.

Die Art der Präparation ist im Texte angegeben.

Fig. 2 und 3 stellen die beiden Federlagen der rechten Pseudobranchie eines 35 cm langen Hechtes in dreifacher Vergrößerung dar. *I* ist die tiefere Lage der rechten Pseudobranchie, von ihrer der Basis cranii zugewandten Fläche aus gesehen. Man erkennt die theils gestreckten, theils an der Spitze, theils ganz gekrümmten Federn. *II* ist die oberflächlichere Lage der gleichen Pseudobranchie, von ihrer der Rachenhöhle zugewandten Fläche aus gesehen.

Fig. 4. Schrägschnitt durch eine Pseudobranchialfeder.

a Arterie, *v* Vene, *K* Knorpel, *c* Kapillarschicht, *e* Epithelschicht. Links *c* und *e* im Schrägschnitt, rechts *e* im Flächenschnitt. Die beiden Epithelschichten gehen am freien Rande der Lamellen in einander über.

Fig. 5 zeigt die Kapillarschicht einer Lamelle injicirt.

Fig. 6. Querschnitt durch den Kopf eines 11 mm langen Esox lucius. Die Umrisse sind gezeichnet mit der Camera (Zeiss, Objectiv A, Ocular II).

Ps Pseudobranchie im Schrägschnitt. Links 3 Lamellen schräg getroffen, in der Nähe der Basis einer Feder. Rechts 2 Federn längs getroffen. Die Federn sind frei; am meisten der Medianlinie genähert liegt der Kiel der inneren Feder. — *a* Arterie der Pseudobranchie Art. hyoidea, links Durchtritt derselben durchs Hyomandibulare *Hm*, *v* Vene der Pseudobranchie = Art. ophthalmica magna, *B.c* Basis cranii, *ch* Chorda dorsalis.

Fig. 7. Die Pseudobranchie eines 11 mm langen Esox lucius aus einem gleichen Schnitt wie Fig. 6.

B.c Basis cranii; *Hm* Hyomandibulare; *K* Knorpel; *C.s* Anlage der Kapillarschicht; *e* Epithel. — Es sind zwei Federn schräg getroffen. Zunächst dem Hyomandibulare sind noch einige Lamellen einer dritten Feder im Schnitt. Das Epithel senkt sich überall zwischen die Lamellenanlagen ein.

Fig. 8, 9, 10, 11. Linke Pseudobranchie aus dem Querschnitt durch einen Kopf von Esox lucius (2,5 cm Körperlänge), in ihrem Verhältnis zu Hyomandibulare, Schädelbasis und Rachenepithel. (Zeiss A, Ocular II, Camera.)

Es soll die Verwachsung der Epitheldoppellamellen veranschaulicht werden. Bei Fig. 8 ist sie vollständig erfolgt, bei Fig. 9 zeigt sich die abgeschnürte Epitheltasche medial von der Pseudobranchie. Bei Fig. 10 und 11 ist die Verwachsung noch nicht erfolgt. Die vier Schnitte sind von einer Pseudobranchie, folgen sich von vorn nach hinten. Fig. 8 ist aus dem vorderen Drittel, Fig. 9 aus dem mittleren, Fig. 10 und 11 sind aus dem hinteren Drittel des Organs. *Ps* Pseudobranchie; *Hm* Hyomandibulare; *C* Gehirn; *K* Knorpel des ersten Kiemenbogens. *B.c* Basis cranii; *g* Gaumenepithel.

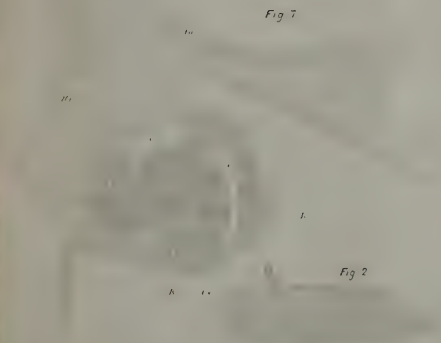
Fig. 4

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 2

Fig. 1



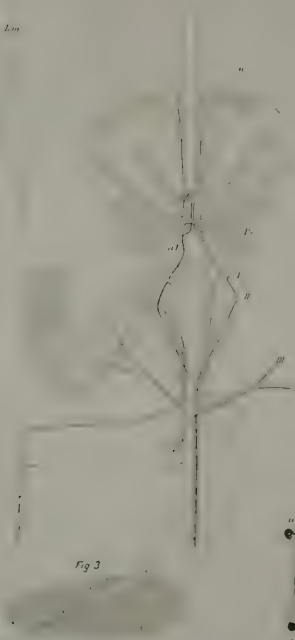


Fig. 3

Fig. 5

Wilh. Engelmann

Fig 8

Fig. 10

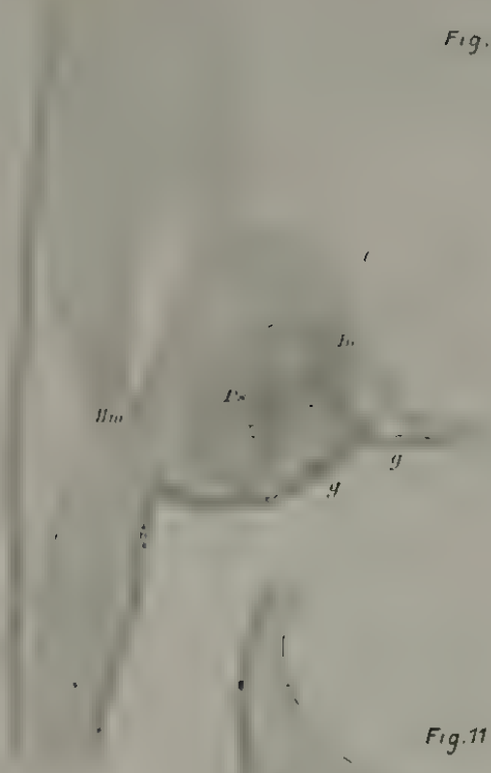


Fig 9

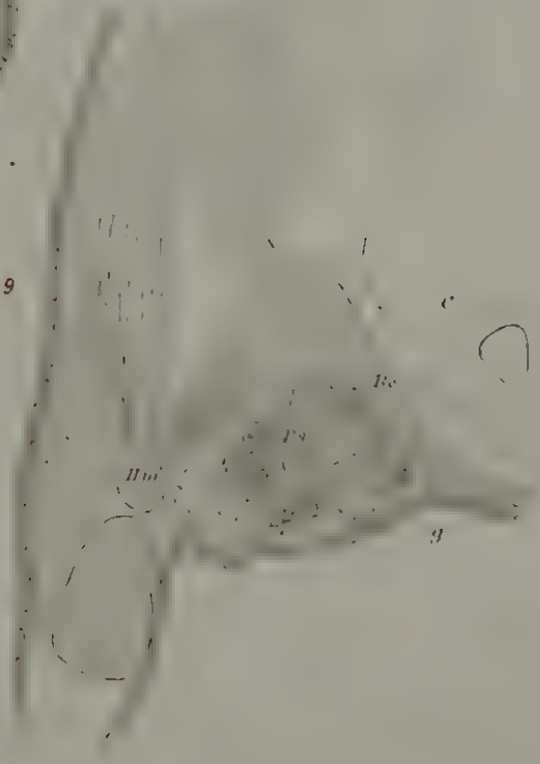


Fig. 11

Verlag von Wilh Engelmann in Leipzig

Zur Morphologie der Säugethier-Zitzen.

Von

Hermann Klaatsch

aus Berlin.

Mit Tafel XIII—XVII.

Die Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse wurde zum ersten Male Gegenstand eingehender Untersuchungen durch C. Langer, der im Jahre 1850 seine, an menschlichen Embryonen angestellten Beobachtungen in den Denkschriften der Akademie der Wissenschaften zu Wien veröffentlicht hat. Er beschrieb die erste Anlage der Milchdrüse, die durch einen kleinen Körper von linsenähnlicher Form gebildet wird. Derselbe ruft bei Embryonen von $7^1/_2$ cm Länge eine hügelförmige Erhebung der Hautoberfläche hervor, die eine centrale Grube trägt und von einem hellen Kreise, der späteren Areola, umgeben ist. Erst bei Embryonen von mehr als 10 cm Länge wird die Bildung der Milchgänge beobachtet. Sie vollzieht sich in der Weise, dass die primäre Anlage in eine Anzahl von Sprossen zerfällt. Dieselben liegen von dem centralen Grübchen ausstrahlend neben einander, mit ihren blinden, kolbenförmig aufgetriebenen Enden gegen die Peripherie gewendet.

Diese Resultate wurden i. J. 1873 durch Max Huss[1] bestätigt und mit neuen Thatsachen verknüpft. Namentlich auf die Bildung der Papilla mammae sein Augenmerk richtend und als der Erste die Zitzenbildungen anderer Säugethiere, nämlich der Wiederkäuer, zum Vergleiche heranziehend, gelangte er zu dem Resultate, dass bis zu

[1] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Jen. Zeitschr. Bd. VII, 1873.

einem gewissen Stadium die Entwicklung der Milchdrüse beim Menschen und beim Rinde gleich verläuft. Dieses Stadium ist repräsentirt durch eine taschenförmige Anlage, die von einer Erhebung der Cutis (*Cutiswall*) umgeben ist. Während beim Rinde die Erhebung des Cutiswalles zur Bildung der Zitze führt, die von einem einzigen, weiten Ausführgange durchbohrt wird, ist es beim Menschen die Erhebung des im Innern der Tasche gelegenen Drüsenfeldes, die die Entstehung der Saugwarze bedingt, an deren Bildung sich der Cutiswall der Tasche nur in untergeordneter Weise betheiligt. Kölliker hat im Wesentlichen die Resultate seiner Vorgänger bestätigt.

Diese Ergebnisse vom morphologischen Standpunkte aus beurtheilend führte Gegenbaur die taschenförmige Anlage als einen, von den Monotremen her vererbten Zustand auf die bei Echidna sich findende Mammartasche zurück. Die so divergenten Typen der Saugwarzenbildung des Menschen und des Rindes wurden von ihm mit einander verknüpft durch die verschiedenen Grade der Ausbildung einer primären oder sekundären Saugwarze, die unter den Beutelthieren bei Halmaturus beschrieben wird. Von der Zahl der Ausführungsgänge ausgehend, suchte er die Zitzenbildungen aller Säugethiere in größere Gruppen einzuordnen[1]. Später verglich er die Zustände der Zitze der Murinen, die nur einen Ausführungsgang besitzt, mit denen bei Didelphys[2].

Die Richtigkeit des Fundamentes dieser Betrachtungen, zugleich die Möglichkeit einer Einreihung der Zitzenbildungen nach verschiedenen Typen, wurde durch Dr. G. Rein in Abrede gestellt, der in seinen »Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse«[3] zu folgenden Resultaten gelangt ist:

1) »Bei der Entwicklung der Drüse entsteht zuerst die Anlage des Epithels der künftigen Drüse als primäre Epithelanlage.«

2) »Zu einer gewissen Tiefe gelangt treibt die primäre Epithelanlage eine oder mehrere Sprossen — sekundäre Epithelanlagen, — nach der Zahl der Ausführgänge beim Erwachsenen.«

3) »Nach Entwicklung einer der »Warzenzone« koncentrischen Stromazone geht der größte Theil der primären Epithelanlage auf dem Wege der Hornmetamorphose zu Grunde.«

---

[1] Jen. Zeitschrift Bd. VII. 1873.

[2] Morpholog. Jahrbuch Bd. I. 1876.

[3] Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XX. 1882.

4) »Nach dem angegebenen Plane entwickelt sich die Milchdrüse bei allen untersuchten Thieren, welche den folgenden Ordnungen angehören: Primates, Insectivora, Carnivora, Ungulata, Glires und Didelphyda.«

5) »Gegenbaur's Lehre von zwei Grundtypen im Entwicklungsgange der Milchdrüse ist nicht zu bestätigen.«

Dieser Widerspruch Rein's gegen die frühere Auffassung, der seine thatsächlichen Angaben keineswegs entgegenstehen, gab die Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit. Es stellte sich bei so scharf gegenüber stehenden Anschauungen jedenfalls noch etwas Aufzuklärendes dar, wenn man es nicht Verwirrung nennen will, da etwas, das vorher verständlich war, nach einer neuen Untersuchung es nicht mehr zu sein schien.

Indem ich die einzelnen Säugethierordnungen durchgehe, folge ich einer Eintheilung, die sich mir für die Vergleichung der Zitzenbildungen im Laufe der Untersuchung als die natürlichste herausstellte.

Bei den ausgewachsenen Thieren achtete ich namentlich auf die Zahl der Ausführungsgänge, den Habitus der Saugwarze, als einer primären oder einer sekundären, auf das Vorhandensein einer Areola, so wie einer Mammartasche. Ferner fanden die Verhältnisse der Behaarung, die mikroskopische Struktur der Warze, die Verzweigungen der Drüsengänge, Berücksichtigung.

Die für die Vergleichung so viel werthvollere Untersuchung an Embryonen erstreckte sich vorzüglich auf die primäre Anlage, so wie auf die Zahl und die Entstehungsweise der Sprossen.

Alle bisherigen Untersuchungen über die primäre Anlage haben dieselbe als ein, allen Säugethieren in gleicher Weise zukommendes Gebilde erwiesen. Gegenbaur wies nach, dass dieselbe der Echidnatasche entspricht. In der folgenden Darstellung werde ich das Gebilde stets als »Mammartaschenanlage« bezeichnen, indem ich mir eine endgültige Rechtfertigung dieser Bezeichnungsweise, so wie den Beweis dafür, dass es keine Drüsenanlage ist, für später vorbehalte.

Ferner muss ich im Voraus Einiges bemerken über den Ausdruck »Areolargewebe«, den ich häufig gebrauchen werde. Bei der Wahl dieses Wortes wurde ich geleitet durch folgende Betrachtung: Mit den beim Menschen längst erkannten Verhältnissen übereinstimmend, ist bei allen Säugethieren ein Theil des Cutisgewebes in

besonderer Weise differenzirt, der zur Saugwarzenbildung in inniger Beziehung steht.

Aus diesem Theile des Coriums gehen alle diejenigen Gebilde hervor, — ich erinnere an die glatten Muskelfasern, — die für das Gewebe der Saugwarze charakteristisch sind; das Integument ist im Bereiche dieses Gewebes als Areola differenzirt, so nenne ich es denn Areolargewebe, indem ich mir vorbehalte, seine Beziehungen zu den Milchdrüsen, wie zur Mammartaschenanlage, im Laufe der Arbeit mehrfach zu erörtern.

Ehe ich mich zu der Schilderung dessen wende, was ich untersuchte, muss ich mich etwas ausführlicher rechtfertigen, da ich oben behauptete, Rein's Arbeit habe Verwirrung hervorgerufen, denn eben dieses wird er, der durch seine Resultate die ganze Frage klar gestellt zu haben glaubt, mir vorwerfen. Ich will an dieser Stelle nichts von den Resultaten meiner Beobachtungen vorwegnehmen, aber ich kann nicht unterlassen, — *indem ich nur dem Gedankengange* Rein's *in dem »vergleichend anatomischen Theil«* seiner Arbeit folge, — dasjenige auszusprechen, was ich ihm entgegenhalten zu müssen glaube. Es erfüllt mich dabei durchaus kein Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen, von denen ich die meisten bestätigen kann, dagegen werde ich im Stande sein, ihm in dem Gange seiner Beweisführung Fehler nachzuweisen.

Es ist nothwendig, seinen Ideengang kurz zu rekapituliren: Auf Grund seiner Untersuchungen ist er zu dem Resultate gelangt[1], dass die Entwicklung der Milchdrüse, so wie ihres ausführenden Apparates bei allen Säugethieren nach einem Plane, als dessen Prototyp er das Kaninchen hinstellt, verläuft. Dies Resultat steht im Gegensatz zu Gegenbaur's Lehre. Nach derselben existirt überhaupt keine Zitzenform, deren Entwicklung als Prototyp für die aller anderen gelten könnte; ein Gebilde, das bei allen Säugethieren im Laufe der Entwicklung auftritt, ist dagegen die Mammartasche. Ihr Boden d. i. das Drüsenfeld und der sie umrandende Cutiswall haben in den verschiedenen Säugethierordnungen ein sehr verschiedenes Schicksal. Ihre Umbildungen können zur Entstehung einer großen Anzahl von Zitzenformen führen. Zwei von diesen, und zwar zwei Extreme, hat Gegenbaur bei dem Menschen und beim Rinde

[1] Rein, Unters. üb. d. embr. Entwicklung d. Milchdr. II. Bd. XX. l. c. pag. 678.

konstatirt, während er von der Mehrzahl der übrigen Säugethiere gar nichts über die Formen der Zitzen ausgesagt hat.

Rein greift in dem vergleichend anatomischen Theil seiner Arbeit den Kernpunkt der Gegenbaur'schen Auffassung an, indem er eine vollständige Homologie zwischen der menschlichen Papille und der Zitze des Rindes behauptet. Um dieselbe nachzuweisen, zieht er eine Parallele zwischen dem Entwicklungsgange der menschlichen Papille, die nach Huss und Kölliker ihre Entstehung der Erhebung des ursprünglich vertieften Drüsenfeldes verdankt, und der Entstehung der Wiederkäuerzitze, die nach Huss und Gegenbaur sich so bildet, dass die »primäre Anlage« sich vertieft, der sie umgebende Cutiswall in die Höhe wächst und sie zum »Strichkanale« umformt, von dessen Boden, dem Drüsenfelde, sofort eine größere Anzahl von Sprossen abgeht. Rein fährt dann fort[1]: »Mit Gegenbaur's Lehre würde es dagegen nicht stimmen, — wenn wir von der Primäranlage zuerst eine einzige Knospe, die Sekundäranlage, abgehen sehen, und wenn wir nachweisen könnten, dass diese Knospe zum Zitzenkanale auswächst. Die Zitze entwickelt sich wie die Papille des Menschen durch die Erhebung des Drüsenbodens, d. h. der, der Stelle der primären Epithelanlage entsprechenden Partie der Cutis (Drüsenfeldes). — Dieser Process der Erhebung des Drüsenbodens beginnt beim Rinde viel früher als beim Menschen, aber auch bei einigen Gliedern der dem menschlichen Typus angehörenden Gruppe — dem Schwein, der Katze u. a. — wird sie als Regel gefunden.«

Es folgt nun die Rein'sche Beweisführung: Um den Irrthum der Gegenbaur'schen Auffassung nachzuweisen, muss er zeigen, dass nur eine Knospe vom Boden der Primäranlage abgeht. Wie thut er das? Beim Rinde kann er es gar nicht: »Es ist nicht leicht, den ersten Moment der Bildung dieser Sprosse mit hinreichender Klarheit zu Gesicht zu bekommen.« Wenn er dann die Möglichkeit zugesteht, man könne am Ende gar seine Fig. 30 (Archiv f. mikroskopische Anat. Band XX Taf XXIV pag. 683[2] für die primäre Anlage allein und nicht für eine Kombination der primären Epithelanlage und einer einzigen von dieser ausgegangenen Knospe erklären, so kann ich nicht umhin, ihm wirklich diesen Einwand zu machen

[1] l. c. pag. 682.

[2] Vgl. meine Fig. 16 Taf. XIII, Vertikalschnitt durch die Zitzenanlage eines Rindsembryo von 15 cm Länge.

und halte ihn mit der vollsten Entschiedenheit aufrecht, weil auf seiner Figur durchaus nichts von einer Knospung zu sehen ist. Nun aber ist es ihm gelungen, wenn nicht beim Rinde, so doch bei Schafembryonen von 6—7 cm Länge, ein wichtiges und entscheidendes Zwischenstadium zwischen Fig. 29 und Fig. 30 (auf Taf. XXIX) zu finden: »An einem der bezüglichen Präparate sieht man deutlich von der unteren Fläche der primären Anlage eine Knospe sich abtheilen«. Obwohl ich nun nicht behaupten möchte, dass man das auf seiner Figur »deutlich« sieht, so will ich doch mich seinen Worten unterwerfen und zugeben, dass bei den Wiederkäuern eine Knospe vom Boden der primären Anlage ausgeht und will glauben, »dass die ganze Drüsenanlage beim Schafe sehr lebhaft an die homologen Bildungen beim Kaninchen erinnert[1]«.

Der nächste Punkt, den Rein nachweisen musste, war, dass diese einzige Knospe zum Strichkanale auswächst. Davon aber sagt er in seinem »vergleichend anatomischen Theile« nicht ein beweisendes Wort. Er hat den Beweis zu führen gesucht im ersten Theile der Arbeit, indem er umständlich ganz eigenthümliche Vorgänge beschreibt, die eine regressive Metamorphose der »primären Epithelanlage« bedingen sollen. Es sind eigenthümliche Verhornungsprocesse, die eine Rückbildung des oberen Theiles der Primäranlage hervorrufen. Er beschreibt sie bei allen von ihm untersuchten Thieren.

Da ich erklärt habe, die Thatsachen vorläufig in ihrer Richtigkeit nicht antasten zu wollen, so will ich mir die Frage, wie Rein sich diese Verhornung der Malpighi'schen Schicht vorstellt, für später aufsparen. Hier, beim Rinde, genügt aber jene »Verhornung« nicht, es muss eine fettige Metamorphose des unteren Theiles der »primären Anlage« zur Hilfe herbeigezogen werden. Aber auch diesen seltsamen Thatsachen so wie dem noch viel seltsameren Wachsthum der »einzigen Knospe« nach unten, welches Wachsthum natürlich, wenn es Rein auch nicht ausspricht, immer mit der Erhebung der Zitze gleichen Schritt halten muss, und so diese Knospe zum Strichkanale gestaltet, will ich mich vorläufig fügen. — Ich gehe weiter in seiner Ideenentwicklung und frage, wie er den Satz rechtfertigen will, dass »die Zitze des Rindes sich bildet wie die Papille des Menschen durch die Erhebung des Drüsenbodens, d. h. der der Stelle der primären Epithel-

[1] l. c. pag. 683.

anlage entsprechenden Partie der Cutis (Drüsenfeldes)«[1]. Ich kann diesen Satz unmöglich anders auffassen, als dass Rein unter »Drüsenboden« und »Drüsenfeld« eine Partie der Cutis versteht. Damit giebt er aber diesem Begriffe eine völlig andere Deutung als Langer, Huss, Kölliker und Gegenbaur, die Alle den Boden der »Primäranlage« darunter verstehen.

Indem ich das Rein'sche Citat analysire, entnehme ich daraus den Satz:

1 Die Zitze des Rindes entsteht durch die Erhebung des Drüsenbodens und nicht des Cutiswalles. Danach muss der Entwicklungsgang ein Stadium haben, in welchem eine Abflachung der ganzen Anlage besteht, wie es Huss vom Menschen beschreibt, um so mehr als nach Rein diese Erhebung so sehr frühzeitig eintritt. Dieses Stadium hat Rein nie beobachtet.

2 »Die Papille des Menschen entsteht durch die Erhebung des Drüsenbodens.« Dies entspricht in der That vollkommen den Beobachtungen von Langer, Huss und Kölliker, gegen deren Richtigkeit Rein nichts vorbringt. Wie aber soll ich Rein's unmittelbar darauf folgende Worte damit vereinigen, in denen er sagt, dass besagte Erhebung des »Drüsenbodens« beim Kaninchen von der dritten Periode an, und auch beim Menschen von der fünften an (— Rein theilt den Entwicklungsgang der Milchdrüse in Perioden ein, die der des Kaninchens entlehnt sind —) beobachtet wird. Er fügt hinzu: »Für die beiden letzteren ist dieses jedoch nur eine individuelle, verhältnismäßig seltene Erscheinung.« Damit sagt er auf das deutlichste, dass er mit seinem richtig klingenden Satze über die Entwicklung der menschlichen Papille etwas durchaus Falsches meinte.

Durch diese unklare Vorstellung von dem Begriffe des »Drüsenbodens« verleitet, versteht er darunter das eine Mal die Erhebung der Papille, das andere Mal die — beim Menschen vorübergehend auftretende — Erhebung des Cutiswalles. Seine schematischen Figuren beweisen desshalb nichts, weil er einen Zustand beim Schafe, der nahezu dem ausgebildeten Thiere angehört, vergleicht mit einem Stadium beim Menschen, wo überhaupt noch gar nichts von der Papillenbildung vorhanden ist — und doch war es ja die Gleichheit der Genese der Saugwarze, die er zu beweisen sich bemühte.

[1] pag. 682.

Diese kurzen, vorläufigen Betrachtungen sollen nur dazu dienen, um zu rechtfertigen, wenn ich es wage, in einer Sache, die durch einen Anderen schon so gänzlich klar gestellt und abgeschlossen schien, noch einmal kritisch vorzugehen und neue Untersuchungen anzustellen. Ich wollte nur zeigen, dass in Rein's Darstellung oder vielmehr in der neuen Anschauung, die er an Stelle der gestürzten Gegenbaur-schen Theorie setzen möchte, doch nicht Alles unanfechtbar klar ist: ich möchte noch einmal die Punkte zusammenfassen, die einige Bedenken in der Rein'schen Ideenfolge erwecken. Diese Punkte sind:

1) Rein hat seine Behauptung, dass bei den Wiederkäuern nur eine Sprosse vorhanden sei, beim Rinde gar nicht, beim Schafe mit zweifelhafter »Deutlichkeit« erwiesen.

2) Er hat seine Behauptung, dass diese supponirte einzige Sprosse zum Strichkanal auswächst, mit Herbeiziehung der sonderbarsten Vorgänge, die eine Rückbildung der primären Anlage bedingen sollen, zu beweisen gesucht.

3) Er versteht unter »Drüsenboden«, »Drüsenfeld« ein Cutisgebilde, während es doch der Boden seiner »primären Epithelanlage« ist.

4) Vor Allem durch das letzte Missverständnis verführt, leugnet er beim Rinde die Erhebung des Cutiswalles. Dabei übersieht er gänzlich, dass — da ja der Cutiswall nun einmal die »primäre Anlage umrandend« besteht, — eine Erhebung des Drüsenfeldes ein Stadium der Abflachung des Oberflächenniveaus der Zitze herbeiführen müsste.

5) Er erkennt nicht das fundamentale Faktum der Drüsenfelderhebung beim Menschen und tritt dadurch mit Kölliker und Huss, ohne dieselben anzugreifen oder zu widerlegen, in Gegensatz.

6) Indem er die Gleichheit der Genese der Saugwarze beim Schafe und beim Menschen nachweisen will, vergleicht er ein Stadium des ersteren, wo dieselbe bereits fertig ist, mit einem solchen vom Menschen, wo von Papillenbildung noch gar nichts vorhanden ist. Diese Punkte genügen, um eine neue Untersuchung zu rechtfertigen. Auf alle jene Punkte der Rein'schen Arbeit, denen ich auf Grund von Thatsachen entgegentreten kann, komme ich im zweiten Theile dieser Arbeit zu sprechen und berichte nun über meine Beobachtungen.

Von Monotremen stand mir nichts zur Verfügung: über Owen's Untersuchungen über Echidna werde ich im Laufe der Arbeit häufig zu sprechen haben. Ich wende mich daher zu den Marsupialien.

Ich weise auf die früheren, die Zitzenbildungen dieser Thiere betreffenden Untersuchungen und Beobachtungen hin, von denen die besten und ausführlichsten von Owen[1] und J. Morgan[2] herrühren. Aus den Arbeiten der letzteren hebe ich namentlich hervor die Schilderung der sekundären Saugwarze, welche bei dem jungfräulichen Zustande des Thieres sich am Boden eines langen membranösen Kanals findet: um nach der Befruchtung zur Zeit der Geburt durch ihr Hervortreten das Säugegeschäft zu ermöglichen.

Den primitiven Zustand der Känguruhzitze beurtheilte Gegenbaur in der Weise, dass er ihn mit der Taschenbildung bei Echidna verglich, während er den zweiten Zustand mit der bei der Mehrzahl der Säugethierordnungen auftretenden sekundären Saugwarze, die ein erhobenes Drüsenfeld darstellt, verknüpfte[3].

In der Abhandlung: »Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugethiere«[4] schildert er eingehend die Zitze von Didelphys und konstatirt bei Embryonen die Anlage der Mammartasche, als den Beginn der Bildung des gesammten Milchdrüsenapparates. Unter den Nagethieren findet er bei den Murinen Verhältnisse, die sich durch die Beziehungen der sekundären Papille zur Mammartasche an Didelphys anreihen lassen.

Rein[5] untersuchte die Anlagen bei zwei Didelphysembryonen und giebt eine genaue Beschreibung des mikroskopischen Befundes bei einem Känguruhembryo von 5 cm Länge. Haarbalg- oder Hautdrüsenanlagen waren nirgends zu finden. An den Seitenwänden einer Vertiefung, »welche sonst an ihrem Grunde keinerlei Veränderungen zeigt«, sieht er »vier solide Zapfen, welche die Malpighi'sche Schicht in die Tiefe schickt«. Von Milchdrüsenanlagen ist noch nichts vorhanden. Die Zapfen werden von Rein als »Mammartaschen-

[1] Philosoph. Transact. 1834.

[2] Descriptions of the Mammary Organs of the Kangaroo. Transactions of Linnean Society of London. Vol. XVI und: A further Description of the Anatomy of the Mammary Organs of the Kangaroo. Trans. of the Linnean Society of London Vol. XVI.

[3] Jenaische Zeitschrift Bd. VII. 1873.

[4] Morpholog. Jahrbuch Bd. I. 1876.

[5] l. c. pag. 493.

anlagen« bezeichnet. Er fügt hinzu: »Damit stimmt auch Form, wie Zahl der Zapfen (je zwei für jede Zitze) sehr gut überein.« Seine Untersuchungen der Zitze eines erwachsenen Känguruh ergab eine größere Zahl von Ausführgängen. Ich enthalte mich jeder Beurtheilung dieser Angaben, auf die ich später zurückkommen werde.

Von dem Materiale, das mir zur Verfügung stand, untersuchte ich zunächst einen weiblichen Halmaturus-Embryo, der, wie der von Rein beschriebene, eine Zitze des mütterlichen Thieres im Munde trug. Die Länge dieses Embryo betrug ohne Schwanz 9,8 cm. Haare waren nur an wenigen, ganz bestimmten Körperstellen wahrzunehmen; nämlich zu beiden Seiten des, an die mütterliche Zitze völlig angepassten Mundes und auf einigen Warzen in der Nähe des Auges, so wie auf der Innenseite der vorderen Extremitäten. Die Anlage des Beutels maß in der Längsrichtung des Körpers $1^1/_2$ cm. Die Breite desselben betrug in dem oberen Theile $^1/_2$ cm. Eine rundliche, nach oben und vorn gerichtete Öffnung bildete den Eingang in den Beutel, dessen sonst plane Bodenfläche in der Medianlinie von einem tiefen Schlitze durchfurcht war. Dieser trug an seinen Wandungen die Anlagen der Milchdrüsen und zwar auf jeder Seite ein Paar, das in natürlicher Lagerung sich auf das anderseitige aufgepresst fand. Indem ich die Wandungen des Schlitzes aus einander drängte, nahm ich die Milchdrüsenanlagen wahr als ganz schwache rundliche Erhebungen, die in ihrer Mitte eine deutliche Vertiefung besaßen.

Ich zerlegte den Beutel in eine Serie senkrechter Schnitte. An dem vorderen Ende des Beutels beginnend, fand ich auf den ersten Schnitten, wo von einer Wahrnehmung der Milchdrüsenanlagen nicht die Rede sein konnte, die Form des Beutels ausgeprägt, als die einer schmalen Tasche, die in der Mitte ihres flachen Bodens einen Fortsatz in das unterliegende Gewebe entsendet, nämlich jenen Schlitz, den ich oben erwähnt habe. Das Malpighi'sche Stratum überzieht in gleichmäßiger Dicke, aus etwa acht Zellschichten bestehend, die Flächen des Beutels. Es entsendet Haaranlagen, deren Länge noch nicht zur Hälfte der Dicke der Schicht gleich kommt. Ein mächtiges Fettpolster, von bindegewebigen Zügen durchflochten, bildet die Unterlage des Beutels zu beiden Seiten des Schlitzes, welcher, da er direkt abwärts steigt, sich beträchtlich dem quergestreiften Beutelmuskel nähert. Züge quergestreifter Muskulatur liegen unmittelbar unter der Oberfläche an der vorderen Wand des Beutels.

Indem ich mich dem hinteren Ende des Beutels und somit den

Milchdrüsenanlagen näherte, nahm ich wahr, wie in symmetrischer Lagerung zu Seiten des Schlitzes eine Verdichtung des Cutisgewebes das Fettgewebe zurückdrängte, in welchem sie eingebettet war. Der Schlitz hatte an Tiefe bedeutend zugenommen: während seine Wandungen an den bisher untersuchten Stellen kleine Haaranlagen trugen, wie die übrigen Flächen des Beutels, zeigte die Malpighi'sche Schicht bei Annäherung an die Milchdrüsenanlage folgendes Verhalten: Von dem auf einer größeren Strecke etwas verdickten Stratum Malpighii aus gehen Fortsätze abwärts, die bei flüchtiger Betrachtung Haaranlagen gleichen. Auf einem Schnitte finde ich solcher Gebilde im Bereich jeder Milchdrüsenanlage 8 — 10. Die mehr seitlich stehenden sind die kleinsten. Die längsten dieser Bildungen übertreffen um das Sechsfache die Dicke des Malpighi'schen Stratum, dessen innerste, cylindrisch gebaute Zellschicht sich in sie hinein fortsetzt und sie der ganzen Länge nach auskleidet. Das umgebende Bindegewebe legt sich mit mehreren Schichten an diese schlauchartigen Gebilde an, von denen die mittelsten weit abwärts ragen in das nunmehr deutlich ausgebildete Areolargewebe. Auf den nächsten Schnitten treten die Fortsätze noch zahlreicher auf; zugleich werden die ersten Durchschnitte von Milchdrüsensprossen sichtbar und zwar an der Grenze des Areolargewebes gegen das Fettpolster hin. Die Milchdrüsenanlage ist erreicht und zeigt folgendes Verhalten (Fig. 1 Taf. XIII):

Die Hornschicht (*H.*) ist an einer Stelle eingesenkt und sendet hier einen Pfropf (*H.P.*) in die Tiefe; die Malpighi'sche Schicht (*St.M.*) bildet einen mächtigen Fortsatz, dreimal so dick als sie selbst, der zuerst auf kurzer Strecke bedeutend, dann ganz allmählich an Breite abnehmend, in die Tiefe tritt (*Ma.*). Diesen Fortsatz bezeichne ich, dem was ich über dies Wort in der Einleitung bemerkte gemäß, als Mammartaschenanlage. Dieselbe ist ausgekleidet mit cylindrischen Zellen (*C.*): der Pfropf, den die Hornschicht entsendet, tritt bis in den Bereich der Anlage hinein. Von dem tiefsten Theile derselben geht eine Anzahl von Sprossen (*Gl.*) ab, die rosettenförmig angeordnet in das sehr stark ausgeprägte, gerade in diesem Theile sich mit Karmin intensiv färbende Areolargewebe (*A.*) hinein ausstrahlen, dasselbe durchdringen und vereinzelt sogar das Fett erreichen. Das Areolargewebe ist koncentrisch um den Boden der Mammartaschenanlage angeordnet: seitlich steigt es an derselben empor, legt sich an sie an und einige Ausläufer der Gewebezüge erreichen aufsteigend die Stelle, wo die Mammartaschenanlage vom benachbar-

ten Stratum Malpighii sich differenzirt. Die Cutis bringt an den Seiten der Taschenanlage eine ganz schwache Erhebung der Haut hervor, die einen kleinen Wall (*C. W.*) repräsentirt. Die Anzahl der Sprossen ist auf diesen, vertikal gelegten Schnitten schwer zu bestimmen, sie beträgt mindestens 10. Die eigenthümlichen Fortsätze (*a*, a_1, a_2) des Stratum Malpighii, die ich beschrieb, sind in größerer Anzahl zu beiden Seiten der Mammartaschenanlage vorhanden. Diese selbst erscheint an ihren Wandungen nicht einfach, vielmehr nehme ich an mehreren Stellen an der trichterartig erweiterten Eingangsöffnung Ausbuchtungen (a_1) wahr, die gleichfalls mit der Cylinderzellenschicht ausgekleidet sind. Die Tiefe dieser Buchtungen ist sehr gering; sie übertrifft wenig die der Haaranlagen (*h.*), die ich beschrieb.

Aus der Tiefe steigt, den Beutelmuskel geradezu durchsetzend, ein Gewebezug herauf, der unterhalb der tiefsten Stelle des Schlitzes sich in zwei Züge theilt, deren jeder (*b*. je eine Areolarzone zu erreichen strebt.

Indem ich die Deutung der gesehenen Gebilde versuche, will ich mich über die eigenthümlichen, in der Nähe der Milchdrüsenanlage beobachteten Abkömmlinge der MALPIGHI'schen Schicht nur mit der größten Vorsicht äußern. Ihre bedeutende Länge, so wie der Ort ihres Auftretens sprechen durchaus gegen die Annahme von Haaranlagen. Möglich, dass es Drüsenanlagen sind. So viel ist höchst wahrscheinlich, dass sie mit der Milchdrüsenanlage in irgend welcher Beziehung stehen.

Das von mir als Mammartaschenanlage bezeichnete Gebilde kann mit der Anlage der Drüsen selbst direkt nichts zu thun haben, da ja vom Boden besagter Anlage die Milchdrüsen sprossen. Aber auch abgesehen davon weist der Hornpfropf, der bis in den Bereich der Anlage ragt, mit aller Deutlichkeit auf ihre Natur als die eines Integumentalgebildes hin, und zwar eines solchen, an welchem auch das Stratum corneum Theil nimmt.

Einer genaueren Betrachtung bedarf noch, wie mir scheint, die Art und Weise, wie die Sprossen vom Boden der Mammartaschenanlage aus abgehen. Auf den vertikal gelegten Schnitten erkannte ich, dass die Sprossen nicht einfach in den, wie ich deutlich sehe, etwas erweiterten Raum der Taschenanlage münden, sondern es schien mir eine gemeinsame Ausmündung zu existiren, auf einem Punkte, der dem Gipfel einer sekundären Papille entsprechen würde (*Dr.*). Um darüber Klarheit zu erlangen, untersuchte ich

noch zwei der vorhandenen Mammartaschenanlagen und sah jedes Mal, dass die Sprossen mit verschmälertem Kaliber auf einen Punkt hin konvergirten. Eben so konnte ich alle vorher gesehenen Gebilde auch bei diesen Anlagen konstatiren.

Senkrecht zur Achse der Mammartaschenanlage geführte Schnitte gaben zunächst neue Aufschlüsse über die besprochenen zahlreichen Fortsätze des Stratum Malpighii. Sie liegen in sehr bedeutender Anzahl — auf manchen Schnitten zählte ich mehr als 60 — koncentrisch um die eigentliche Milchdrüsenanlage geordnet. Die Mammartaschenanlage erscheint von kreisförmiger Begrenzung, die cylindrischen Zellen am Rande sind hoch. Diese Zellenschicht geht in kleine Ausbuchtungen über, die, je mehr sie von der übrigen Anlage abgeschnürt sind, desto weniger Verschiedenheiten aufweisen von den rings herum liegenden selbständig abgehenden Schläuchen, so dass ich das Recht habe, zu behaupten: Es setzen sich jene Gebilde, die wohl Drüsenanlagen sind, auch in die Mammartaschenanlage hinein fort. Weiter abwärts legt sich das Areolargewebe immer dichter an die Anlage an, welche selbst ihre Gestalt ändert. Vorher kreisförmig, erscheint sie in diesen tieferen Schichten eckig, schließlich nach allen Seiten hin ausgebuchtet: ihre Weite hat zugenommen. Größere Ausbuchtungen sind dann nicht mehr zu trennen von kleinen Sprossen; diese gehen nach allen Richtungen ab, auch aufwärts. Sie haben eine ähnliche Auskleidung wie die Mammartaschenanlage, nur sind die Zellen weniger hoch. Die größte Zahl von Sprossen, die ich zugleich auf einem Schnitte sah, betrug neun. Die meisten waren an ihren Enden in Theilung begriffen. Über den Abgang der Sprossen erhielt ich kein ganz befriedigendes Resultat. Ich will daher unentschieden lassen, ob schon eine sekundäre Papille sich zu bilden begonnen hatte.

Dem geschilderten Zustande der Milchdrüsenanlage reihe ich die Beschreibung der Zitze an, welche der Embryo im Munde trug. Sie war lang und oben etwas abgeplattet: ihr Durchmesser betrug 3 mm. Rein's Angaben in Betreff der reichlichen Muskulatur, welche die Zitze durchsetzt, und des Mangels eines Sphincter, kann ich bestätigen. Auf Vertikalschnitten sah ich Folgendes: Die Hornschicht bildet eine starke Scheide um die Zitze, deren Lederhaut viele kleine Papillen entsendet. Nach innen davon folgt ein mit Karmin sich schwächer färbendes Gewebe, welches den Raum umschließt, wo zahlreiche Ausführgänge, Blutgefäße und viele Muskelzüge sichtbar sind, während besagte Randzone nichts davon aufweist. Die Zahl

der Ausführwege beträgt 13; ihre Wandungen sind gefaltet, mit einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet; jeder Gang ist ringförmig von indifferentem Gewebe umfasst. Die zwischen den einzelnen Gängen bestehenden Räume sind fast ganz von Zügen glatter Muskelfasern erfüllt. Die zum Theil recht bedeutenden Blutgefäße umgeben den Komplex der Ausführwege, wenige finden sich zwischen denselben, um sie herum ein förmlicher Kranz: ich zählte circa 20 größere Gefäße.

Bei dem Vergleich dieser Zitze eines erwachsenen Thieres mit der embryonalen Anlage verdient zunächst die Mehrzahl der Ausführwege Berücksichtigung. Während beim Embryo vom Boden einer bedeutenden Vertiefung zahlreiche Sprossen abgehen, münden etwa eben so viele Ausführgänge an der Spitze einer langen Zitze in dem ausgebildeten Zustande aus. Eine größere Divergenz der Bildungen bei einem und demselben Thier ist kaum denkbar. Beide Zustände lassen sich nur verstehen und mit einander in Einklang bringen, wenn man Morgan's Schilderungen kennt und richtig verwerthet. Es vollzieht sich hier die fundamentale Thatsache, dass das anfänglich auf dem Boden einer Vertiefung liegende Drüsenfeld sich erhebt, über die Öffnung der nun als Scheide fungirenden Mammartasche hinaus. Diese stülpt sich geradezu aus und geht über in die Saugwarze, die hier eine rein sekundäre, ohne irgend welche Betheiligung des Cutiswalles entstandene Papille ist.

Von Repräsentanten der Kletterbeutler untersuchte ich einen Embryo von Phalangista vulpina: auch hatte ich die Möglichkeit, die Zitze eines ausgewachsenen Exemplares, so wie einen Beutel von Petaurus australis zu untersuchen. Die Länge des Embryo von Phalangista vulpina betrug 9,5 cm. Die Entwicklung der Haare war weiter vorgeschritten, als es bei dem Halmaturusembryo der Fall war, jedoch waren dieselben auch hier nur an wenigen Körperstellen hervorgesprosst: so auf beiden Seiten der Schnauze unter dem Kinn, an einer Stelle median vom Auge, so wie auf einer Warze an der Innenfläche der vorderen Extremitäten. Dieselben sind von gleicher Länge wie die hinteren, welche letztere durch den Besitz eines opponirbaren Daumens ausgezeichnet sind. Die zweite und dritte Zehe sind klein und mit einander theilweise verwachsen. Das Thier besitzt einen langen Wickelschwanz.

Der Beutel erscheint als eine länglich viereckige Vertiefung, deren Länge von vorn nach hinten gemessen $^3/_4$ cm beträgt, und deren größte Breite der Hälfte der Länge gleich kommt. Der hin-

terste Punkt des Beutels liegt $^1/_2$ cm von der Genitalpapille. — Die Ränder der Beutelöffnung sind gewulstet. Ein von unten her in das Innere der Tasche vorspringender Wulst formirt mit den seitlichen Wandungen jederseits einen tief gelegenen Winkel, in welchem je eine Milchdrüsenanlage sich befindet. Indem ich die Beutelränder aus einander drängte, nahm ich beide Anlagen als ringwallartige Erhebungen wahr. Die centrale Vertiefung ist deutlich ausgeprägt. Der Durchmesser des Walles beträgt 1 mm. Seine obere Fläche ist medianwärts und dem Kopfe des Thieres zugewendet. Die mikroskopische Untersuchung ergab auf Vertikalschnitten folgendes Bild (Fig. 2): Die ringwallartige Erhebung wird von der Hornschicht (*H.*) überkleidet, die in der centralen Vertiefung bemerkenswerthe Verhältnisse darbietet. Hier ist sie verdickt und sendet einen langen Pfropf (*H.P.*) verhornter Zellen in das Innere der Mammartaschenanlage (*Ma.*) abwärts. Letztere ist flaschenförmiger Gestalt und verdankt der MALPIGHI'schen Schicht ihre Entstehung, die ohne eine Veränderung aufzuweisen an dem Ringwalle emporsteigt, denselben überkleidet, um an der centralen Vertiefung angelangt, stark verdickt in die Tiefe zu gehen. In der dem Halse entsprechenden Einschnürung der flaschenförmigen Anlage giebt der Hornpfropf dem MALPIGHI'schen Stratum das Geleit. Sodann weichen die sich gegenüber liegenden Strata aus einander und es entsteht ein Lumen (*l.*), welches bis zum Boden (*Dr.*) der Mammartaschenanlage herabreicht. Hier, von der Anlage des Drüsenfeldes, geht eine größere Anzahl von Sprossen ab. Von den anderen Abkömmlingen der MALPIGHI'schen Schicht sind die Haarbälge (*h.*) in allen Theilen des Beutels weit in ihrer Entwicklung vorgeschritten. Auch in der Nachbarschaft des Ringwalles reichen sie als lange Schläuche weit in die Cutis hinein, auf dem Walle jedoch finden sich statt ihrer kleinere Schläuche (a, a_1), die sich nicht von Haaranlagen unterscheiden. Es wäre aber fürs Erste gewagt, sie als solche zu bezeichnen, da sie zur Mammartaschenanlage in Beziehung stehen, in der Weise, dass sie in größerer Anzahl weit in die Anlage hinein herabsteigen. Noch unmittelbar über dem Drüsenfelde gehen solche Schläuche (a_2) ab, so dass man nicht wohl im Stande ist, zwischen ihnen und den Milchdrüsenanlagen (*Gl.*) eine Grenze zu ziehen. — Von den Sprossen machen sich einige als kleine Ausbuchtungen bemerklich, andere haben schon eine bedeutende Länge erreicht. Sie durchsetzen die Warzenzone. Das Areolargewebe (*A.*) ist sehr deutlich differenzirt. Die Gewebezüge der Cutis legen sich verdichtet

der Mammartaschenanlage an und bilden eine sehr deutlich hervortretende, mit Karmin sich intensiv färbende Zone, von der — worauf ich einigen Werth lege, — Faserzüge (*z.*) aufsteigen, die parallel zur Mammartaschenanlage in den Cutiswall (*C. W.*) übergehen, welcher dem Ringwalle seine Entstehung giebt.

Die Thatsache, dass die schon mikroskopisch so deutlich ausgesprochene Erhebung, die die centrale Vertiefung trägt, durch den Cutiswall bedingt wird, betone ich ausdrücklich, da ich später auf dieselbe zurückkommen werde. Die Warzenzone grenzt unmittelbar an Fettgewebe (*f.*). Dasselbe bildet, wie ich es beim Känguruh beschrieben habe, ein starkes Polster. Die längsten Milchdrüsensprossen erreichen nach Durchsetzung der Warzenzone das Fett und dringen, von Bindegewebszügen umkleidet, in dasselbe ein. Das Fettpolster kennzeichnet den künftigen Bereich der Milchdrüsen; an den benachbarten Theilen des Beutels ist es viel geringer entwickelt. Es liegt der Fascie des Beutelmuskels auf. Senkrecht unter der Milchdrüsenanlage sehe ich zwei über einander liegende Muskelschichten, von denen die eine, und zwar die untere, der Längsrichtung des Beutels parallel verlaufende Faserzüge enthält, während die Züge der oberen eine zu der ersten senkrechte Verlaufsrichtung besitzen. — Unmittelbar unter der Hautoberfläche nahm ich an den Beutelrändern eine Muskelschicht wahr.

Auf Schnitten, welche möglichst senkrecht zur Achse der Mammartaschenanlage geführt werden, konstatirte ich noch einmal den in dem sehr deutlichen Lumen derselben steckenden Hornpfropf. Die cylindrische Zellenschicht der Mammartaschenanlage ist sehr deutlich. Auf tieferen Schnitten ist die Anlage umgeben von koncentrisch gestellten Schläuchen, eben jenen oben erwähnten Sprossen der Malpighi'schen Schicht, die sich auf dem Horizontalschnitt noch viel weniger als auf dem Vertikalschnitt von den eigentlichen Milchdrüsensprossen sondern lassen.

Über die Natur der beschriebenen Schläuche, die so tief bis an das Drüsenfeld herabreichen, kann ich mich nicht mit Bestimmtheit äußern. Wenn auch von Haaranlagen nicht unterscheidbar, lässt ihre Lagerung und Zahl die Vermuthung, dass es Drüsenanlagen seien, nicht unbegründet erscheinen. Ich stelle sie mit den bei Halmaturus beschriebenen, die nicht so weit abwärts in die Taschenanlage hineinreichen, in eine Linie.

Bei einem Rückblicke auf die beim Känguruh beschriebenen Verhältnisse und bei einem Vergleiche mit der zuletzt gegebenen

Schilderung stellen sich folgende Hauptverschiedenheiten beider Milchdrüsenanlagen heraus.

Bei Phalangista tritt noch klarer die Bedeutung der Mammartaschenanlage als eines Integumentgebildes hervor. Der stark entwickelte Hornpfropf und das Lumen über dem Drüsenfeld schließen jeden Gedanken an eine bloße Drüsenanlage gänzlich aus. Halmaturus und Phalangista differiren von einander in der Form und der Länge der Mammartaschenanlage, namentlich aber in dem Verhalten der Cutis in der Umgebung derselben. Die Erhebung des Cutiswalles bei Phalangista ist für die Zitzenbildung von einer hohen Bedeutung, über die ich mich später genauer äußern werde.

Mit der embryonalen Anlage verglich ich den Zustand des ausgebildeten Milchdrüsenapparates von Phalangista vulpina. Eine mäßig hohe Saugwarze von kegelförmiger Gestalt trägt auf der seitlich umgebogenen Spitze eine größere Anzahl von Ausführöffnungen. Makroskopisch erkennt man, dass die Warze mit feinen Öffnungen bedeckt ist, dass aber an der Basis keine Differenzirung des Integumentes existirt. Es ist also keine Areola um die Basis der Saugwarze herum vorhanden. Von einer Vertiefung, in der die Warze etwa säße, ist nichts zu sehen. Die mikroskopische Untersuchung lehrt zunächst, dass die Zahl der Ausführgänge, die auf und neben der höchsten Stelle der Warze ausmünden, sich auf zehn beläuft. Die ganze Oberfläche der Warze trägt, wie Vertikalschnitte zeigen, die Öffnungen von Drüsenschläuchen. In keinem dieser Schläuche fand ich ein Haar, so weit sie der Warzenoberfläche angehören: wenig über der Basis treten vereinzelte Haare auf, sie werden um so zahlreicher, je weiter man sich von der Warze entfernt und in demselben Maße nehmen die Schläuche an Zahl ab. Diese unzweifelhaft drüsigen Schläuche reichen weit hinauf, doch sind sie räumlich wie durch ihre Beschaffenheit von den Milchdrüsen scharf gesondert.

Da ich nicht über Zwischenstadien zwischen dem beschriebenen embryonalen und dem erwachsenen Zustande verfügte, kann ich zwar die einzelnen Etappen der Zitzenbildung nicht angeben, wohl aber ermöglicht mir die Vergleichung der beiden bekannten Stadien Folgendes über die Entstehung der Saugwarze auszusagen. Den Beginn der Zitzenbildung repräsentirte bei dem Embryo die mächtige Erhebung des Cutiswalles. Das Vorhandensein einer größeren Zahl von Ausführgängen beweist, dass die am Boden der Mammartaschenanlage sprossenden Milchdrüsen an die Oberfläche gelangt sind. Es

ist diese Erhebung höchst wahrscheinlich durch zwei Faktoren bedingt: erstens durch eine Abflachung der Mammartaschenanlage, die durch eine Wachsthumsdifferenz zwischen der Ausdehnung dieser und der Erhebung des Cutiswalles entstanden ist, und zweitens durch die Erhebung einer sekundären Papille. Eine Notiz über die Existenz dieser Papille und eine Persistenz der Mammartasche bei erwachsenen Thieren finde ich in einer Abhandlung von O. Katz[1], der von »Zitzen, die in ihren Scheiden verborgen waren«, spricht. Später, wohl in der Lactationsperiode, tritt die sekundäre Papille ganz hervor.

Die Drüsenschläuche, welche ich bei dem erwachsenen Thiere an der Papille fand, sind wohl mit den Schläuchen in Beziehung zu bringen, deren Natur bei dem Embryo so schwer zu bestimmen war, und die alsdann nur als Drüsenanlagen sicher konstatirt wären. Der Bereich des Areolargewebes beim Embryo entspricht der Ausdehnung der Areola beim erwachsenen Thiere. Bei jenem umfasste es noch den Cutiswall, bei diesem ist die ganze Oberfläche der Saugwarze Areola; eine solche ist daher nicht an der Basis derselben denkbar. Im Gegensatze zu Halmaturus gehen bei Phalangista zwei Gebilde in die Saugwarze über: Die primäre Erhebung des Cutiswalles und die sekundäre Erhebung des Drüsenfeldes zur Papille, während beim Känguruh die Saugwarze allein der sekundären Papille ihre Entstehung verdankt.

Von Raubbeutlern standen mir mehrere Embryonen von Perameles Gunnii zur Verfügung. Bei den jüngsten, die ich untersuchte, — ihre Länge betrug 3,2 und 3,8 cm, — konnte ich nur die Anlage des Beutels als eine etwa 1 mm lange Einsenkung, die dicht über der Genitalpapille lag, konstatiren. Von Milchdrüsenanlagen konnte ich nichts wahrnehmen. Die Schnauze dieser jungen Exemplare war abgestumpft, der Mund war kreisrund gestaltet, die Haarentwicklung hatte erst an wenigen Stellen des Körpers begonnen. Die folgenden von 4,2, 4,8 und 5 cm Länge zeigten darin übereinstimmendes Verhalten, dass die Milchdrüsenanlagen makroskopisch als punktförmige Gebilde sich darstellten: sie waren paarig angeordnet, vier lagen auf jeder Seite im Innern der Beutelfalte. Die Anlage des Beutels hatte sich im Vergleich zu den jüngsten Embryonen beträchtlich vertieft; die Öffnung desselben stellte sich als ein in der Längsrichtung des Körpers verlaufender,

[1] Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 36. Heft 1. »Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verkn. Organe bei d. Beutelthieren.« pag. 632.

etwa 3 mm langer Spalt dar. *Die punktförmig erscheinenden Milchdrüsenanlagen waren von einem schwachen Walle umgeben.*

Die mikroskopische Untersuchung (Fig. 3, Vertikalschnitt durch die Anlage eines Embryo von 5,6 cm Länge) ergab das typische Bild der Mammartaschenanlage. Bei Embryonen von 4,2 und 4,8 cm Länge zieht das Stratum corneum mit starker Einsenkung über dieselbe fort; das Stratum Malpighii mit seiner tiefsten, deutlich cylindrischen Schicht hat noch keine Sprossungen in die Tiefe gesendet außer der Mammartaschenanlage (*Ma.*), deren Form durch die gleichmäßige Weite, mit der sie abwärts steigt, charakterisirt ist. Der unterste Theil erweitert sich, am Rande der ziemlich planen Bodenfläche Ausbuchtungen (*B.*) bildend, die möglicherweise eine Differenzirung der Malpighi'schen Schicht an dieser Stelle einleiten. — Dieselben sind bei dem 5 cm langen Embryo weiter entwickelt, als bei den jüngeren. Von Haaren finde ich in diesem Stadium nur einige an der Schnauze entwickelt, im Beutel ist selbst mikroskopisch noch nichts von einer Haarbildung nachzuweisen. Die Lage der Milchdrüsenanlagen im Beutel ist eine derartige, dass sie auf den Seitenwänden des tiefsten Theiles desselben sich befinden, eines Theiles, der als schmaler Raum sich der Beutelmuskulatur stark nähert. Von dem Bindegewebe an der Oberfläche des Beutelmuskels steigen Züge empor, die mit dem Areolargewebe der Mammartaschenanlagen in Verbindung treten. *Das Areolargewebe* (*A.*) *ist auf das deutlichste differenzirt.* Dichte Faserzüge umhüllen den Boden der Mammartaschenanlage, sie steigen, sich ausdehnend, empor und nehmen einen nicht unbedeutenden Theil der Umgebung in den Bereich der Areolarzone auf. *Diese große Ausdehnung der Areolarzone* (*z.*) *ist von Bedeutung für die Zugehörigkeit der später in diesem Bereiche entstehenden Sprossen des Stratum Malpighii zur Milchdrüsenanlage. Die umgebende Cutis formt einen Wall* (*C. W.*) *um die Mammartaschenanlage, der hier ganz in den Bereich der genannten Zone gehört.*

Der Zustand, den ich bei einem Embryo von 5,6 cm (Fig. 3) Länge fand, ist nur wenig von dem beschriebenen verschieden. Die Einsenkung der Hornschicht in die Mitte der Mammartaschenanlage hinein ist sehr deutlich ausgeprägt; die Erhebung des Cutiswalles ist stärker geworden. Die Malpighi'sche Schicht beginnt überall an ihrer unteren Fläche sich zu differenziren, so auch im Innern der Mammartaschenanlage; hier sind die beschriebenen Ausbuchtungen noch mehr entwickelt, die ganze Anlage hat sich vertieft, ihr

unterer Theil ist etwas weiter als der obere. Der Beutel stellt immer noch einen Spalt von etwa 5 mm Länge und 3 mm Tiefe dar.

Von älteren Embryonen standen mir zwei von $8^1/_2$ cm Länge zur Verfügung. Der bei ihnen gefundene Zustand lässt sich leicht an den der jüngeren Exemplare anreihen: er hat aber zugleich so viele Eigenthümlichkeiten aufzuweisen, dass ich bei seiner Schilderung etwas länger verweilen muss. Die Haarbildung war bei diesen Embryonen in der Weise vorgeschritten, dass einige ganz bestimmte Stellen, dieselben, die ich bei Halmaturus und Phalangista anführte, lange Haare trugen. Die Tiefe des Beutels ist in diesem Stadium gering: seine Ränder begrenzen die untere Fläche, die eine länglich runde Gestalt besitzt. Ihre größte Ausdehnung liegt in der Längsrichtung des Körpers und beträgt 7 mm; der kleinste Durchmesser, von der einen Seite nach der anderen, beläuft sich auf 4 mm. Auf dieser wohlbegrenzten Fläche, deren man beim Auseinanderdrängen der Beutelränder ansichtig wird (»Mammarfeld«), liegen acht rundliche Erhebungen. Sie sind symmetrisch angeordnet, auf jeder Seite vier, die obersten und untersten nahe bei einander, so dass die Erhebungen einen inneren, zu der Umgrenzung der Fläche koncentrischen Kreis darstellen. Jede derselben misst 1 mm im Durchmesser und trägt eine sehr starke centrale Vertiefung. — Die Strukturverhältnisse des Beutels sind in den wesentlichen Punkten vollendet. Sie gleichen ganz denen, die ich bei Halmaturus und Phalangista beschrieb. Auch hier fand ich unter der Haut der Beutelränder Muskelzüge, dann jenes Fettpolster, das ich mehrfach erwähnt habe: auch hier ist der tiefste Theil des Beutels der tiefliegenden Muskulatur stark genähert. Zahlreiche Haaranlagen gehen von der Malpighi'schen Schicht aus: an den oberen Rändern des Beutels stehen sie in geringer Entfernung von einander, auf der Bodenfläche sind sie spärlicher und stehen in größeren Abständen. Der Haarschaft war in vielen noch nicht sichtbar; in einigen ragte das fertige Haar bereits frei hervor. Bei der Annäherung an die Milchdrüsenanlagen trifft man auf Vertikalschnitten eine geringere Anzahl von Haaranlagen.

Auf Schnitten, die durch die Erhebungen gehen, welche makroskopisch die Stellen der Milchdrüsenanlagen bezeichneten, ist der mikroskopische Befund folgender (Fig. 4): Die Mammartaschenanlage (*Ma.*) hat noch dieselbe Gestalt, wie bei den Embryonen von 5—6 cm Länge, nur hat sie an Ausdehnung in die Tiefe gewonnen. Die Hornschicht (*H.* überkleidet den Cutiswall, zieht aber nicht über

die Taschenanlage fort, *sondern überkleidet das Lumen l., derselben bis zum Boden hinab.* Denn hier muss man in der That von einem Lumen im Innern der Mammartaschenanlage sprechen, von einem Raume, der durch die aus einander weichenden und sich in gleichmäßiger Entfernung von einander haltenden Wandungen der Tasche gebildet wird. An der tiefsten Stelle ist das Lumen am weitesten.

Von dem Malpighi'schen Stratum aus gehen in der Umgebung des Cutiswalles, in gleichmäßiger Entfernung von einander, Schläuche (a, a_1) in die Tiefe, die meisten ohne Weiteres als Haaranlagen mit Talgdrüsenlagen kenntlich. Wie verhält sich nun das Stratum im Innern der Mammartasche? Es zieht vollkommen unverändert über den Cutiswall fort, kleidet die Taschenwände aus und entsendet auch hier in gleichmäßigen Zwischenräumen Schläuche (a_2, a_3) in die Cutis. Bei der Mehrzahl derselben will ich mich gänzlich eines Urtheils enthalten, über einige aber und gerade solche, die am Boden der Tasche sich befinden, kann ich mich mit völliger Bestimmtheit in folgender Weise äußern: Indem ich eine Serie vertikaler Schnitte anfertigte, nahm ich wahr, dass in einigen der bezeichneten Schläuche ein glänzender Körper sichtbar war, und die häufige Wiederkehr dieser Erscheinung veranlasste mich zu einer ganz genauen Prüfung der Verhältnisse. Auf einem Schnitte sah ich den glänzenden Stab von Spindelzellen umhüllt, auf einem anderen nahm ich an dem Ende des Schlauches ein Gebilde wahr, das ich nur für eine Haarpapille halten konnte. Es gelang mir endlich auf einer ganzen Reihe von Schnitten zu konstatiren, dass *in mehreren der in der Mammartaschenanlage vom Stratum Malpighii abgehenden Schläuche vollkommen ausgebildete Haare stecken;* es war also keinem Zweifel mehr unterworfen, dass mindestens mehrere dieser Schläuche Haaranlagen (h!) sind. An jeder derselben nahm ich die Anlage einer langen Talgdrüse (t!) wahr. — Die oben erwähnten Spindelzellen ergaben sich als Elemente der inneren Wurzelscheide. Das interessante und wichtige Faktum, dass bei einem Beutelthier im Innern und sogar am Boden der Mammartaschenanlage Haaranlagen vorkommen, berechtigt zu einer ganzen Reihe von Schlüssen, die weiter unten Berücksichtigung finden sollen. Gegen die Richtigkeit des Faktums selbst lässt sich kein Einwand mehr erheben, wenn ich erkläre, dass ich die Haaranlagen nicht einmal an einer Mammartaschenanlage fand, sondern in sechs derselben, die ich untersuchte, regelmäßig wiederkehren sah. Mehr als einmal sah ich Haare frei in das Lumen über den Boden der Tasche ragen. — Auf der

anderen Seite fand ich auch wieder in vielen Schläuchen durchaus nichts von Haarbildungen vor.

Milchdrüsensprossen in derselben Weise, wie ich sie etwa bei dem Halmaturusembryo gesehen, konnte ich bei diesem Embryo nicht konstatiren, die MALPIGHI'sche Schicht zeigte keine Differenzirungen außer den beschriebenen Schläuchen, die, wie ich noch einmal hervorhebe, die inneren Wandungen der Tasche und den Cutiswall bedeckten, so wie den Haaranlagen und den Talgdrüsen. Eben so deutlich wie bei den früheren Stadien, aber in größerer Ausdehnung, erscheint hier das Areolargewebe *A.*; was ich bei den jüngeren Embryonen hervorhob, nämlich das zur Oberfläche senkrechte Emporsteigen der Fasern z. der Areolarzone und die dadurch bedingte weite Ausdehnung ihres Bereiches, findet auch hier in der deutlichsten Weise statt. Schnitte Fig. 5, 6 u. 7, senkrecht zur Achse der Mammartaschenanlage geführt, bestätigen das Gefundene und zeigen, dass regelmäßig eine größere Zahl von Haaranlagen das Lumen umsteht. Es finden sich Bilder Fig. 7, wo man sechs Schläuche nach verschiedenen Richtungen gehen sieht, vier derselben tragen ganz fertig ausgebildete Haare, während zwei derselben gänzlich entbehren.

Aus der geschilderten Entwicklung des Milchdrüsenapparates bei Perameles, wie ich dieselbe nach den untersuchten Stadien mir konstruiren konnte, hebe ich drei Punkte hervor: 1) die Existenz eines Lumens in der Mammartaschenanlage, 2) die weite Ausdehnung des Areolargewebes, 3) das Vorkommen von Haaranlagen in den tiefsten Theilen der Tasche. Der erste und der dritte Punkt liefern den evidentesten Beweis dafür, dass die Mammartaschenanlage durchaus nichts mit einer Drüsenanlage zu thun hat. Sie ist ein Gebilde des Integumentes, und als solches kann sie in ihrem Innern alle Organe tragen, die sich sonst auf der Hautoberfläche finden. Der erste Punkt weist darauf hin, dass wir es bei dem Befunde, den die Untersuchung des Parameles ergab, mit einem sehr primitiven Zustande der Tasche zu thun haben, eine Anschauung, die durch den zweiten Punkt eine wesentliche Unterstützung erhält. Derselbe setzt nämlich eine größere Anzahl auch solcher Schläuche, die nicht im Innern der Tasche sich finden, mit dem Milchdrüsenapparate in Beziehung, so dass wir hier einen größeren Hautbezirk vor uns haben, der in gleichmäßigen Abständen von einander Sprossen der MALPIGHI'schen Schicht aufnimmt, Sprossen, von denen die einen als Drüsen, andere als Haaranlagen erkannt sind. Eben dieser letzte Punkt verdient eine eingehende

Betrachtung, weil er das Bild einer primitiven Mammartasche vervollständigt, einer Tasche, die wesentlich folgende Beschaffenheit hat: Sie wird gebildet durch eine Einsenkung des Integumentes, ein Cutiswall grenzt sie von der Umgebung ab. Im Innern der Tasche finden sich die gewöhnlichen Integumentalgebilde, aber zum Theile modificirt und zwar desto mehr, je näher der Mitte der Tasche sie sich befinden. — Es bedarf nicht mehr der Erwähnung, dass eine solche Tasche bei erwachsenen Säugethieren bekannt ist: es ist diejenige, die Owen mit so großer Genauigkeit bei Echidna beobachtet und beschrieben hat. Die Mammartaschenanlage bei Perameles stellt somit einen ganz primitiven Zustand dar, der sich unmittelbar an die bei Echidna im erwachsenen Zustand bestehende Tasche anreiht.

Es ist somit, wenigstens für die Marsupialien, der endgültige Beweis geliefert, dass das Gebilde, welches ich von vorn herein als Mammartaschenanlage zu benennen mir erlaubte, wirklich der Mammartasche von Echidna entspricht, und somit schwindet die letzte Möglichkeit des Versuches, in ihr eine Drüsenanlage sehen zu wollen. Ich bin überzeugt, dass, wenn es mir möglich gewesen wäre, einen Embryo von Echidna auf seine Mammartaschenanlage hin zu untersuchen, ich Bilder erhalten haben würde, die ganz an die bei Perameles gefundenen Zustände erinnerten. Die Unterschiede beider Anlagen müssen als gering gelten, wenn man die Änderung bedenkt, welche die Funktion bei den Marsupialien im Verhältnis zu den Monotremen erfahren hat. War es dort der Cutiswall, der zum Festhalten des Jungen diente und war es das Drüsenfeld, welches die nutritorische Funktion allmählich übernahm, so ist dem Cutiswalle der Beutler seine Funktion geraubt worden durch das Marsupium. Wie durch das Auftreten des Marsupiums der Tasche und dem Cutiswalle eine andere Funktion zu Theil wird, wie letzterer mehr oder weniger zur Zitzenbildung beiträgt, dies zu betrachten gehört in den Bereich später angestellter Reflexionen; ich kehre zu dem Befunde bei dem Peramelesembryo zurück. — Ich hatte nicht die Möglichkeit, Zwischenstufen zwischen diesem embryonalen und dem erwachsenen Zustande zu untersuchen. Die beiden letzteren erscheinen auf den ersten Blick schwer mit einander verknüpfbar.

Über die Lactationsverhältnisse des erwachsenen weiblichen Exemplares, dessen Beutel ich untersuchte, kann ich nichts aussagen. Ich fand in demselben acht Zitzen, in derselben Weise wie die

Mammartaschenanlagen bei dem Embryo von 8 cm Länge angeordnet. Sie stellten lange kegelförmige Gebilde dar; von einer Mammartasche war nichts wahrnehmbar, dessgleichen vermisste ich an der Basis der Zitze eine Areola. Auf der Spitze nahm ich mit der Lupe fünf Öffnungen wahr. Querschnitte zeigten, dass sie fünf Ausführgängen entsprachen, die die Zitze durchsetzten. Ihre Lumina waren aber nicht die einzigen, die auf solchen Schnitten zu sehen waren. Durchschnitte von Schläuchen, in denen von Haaren nichts zu entdecken war, ließen auf die Existenz von Drüsen schließen, die die Zitze bedeckten. Etwas über der Basis treten einzelne Haare auf, die Drüsen werden spärlicher. Auf dem Querschnitte sieht man, dass jeder Ausführgang von dichterem Gewebe umhüllt ist. Zahlreiche Züge glatter Muskulatur durchsetzen die Zitze. Ohne eine Ableitung dieser Zitze, die eine sekundäre Bildung vorstellt, von dem embryonalen Befunde zu versuchen, bemerke ich, dass die Analogie mit anderen Beutelthier-Zitzen auch diese als durch eine Erhebung des Drüsenfeldes entstanden erscheinen lässt.

Von Beutelthierembryonen untersuchte ich dann noch einen von Didelphis, über dessen Milchdrüsenanlagen ich mich kurz fassen kann, da diese durchaus denjenigen glichen, von denen Gegenbaur in der Abhandlung: »Über die Zitzenbildungen der Säugethiere« berichtet hat. — Er schildert dort das Mammarfeld als einen durch Hautfalten begrenzten Bezirk, der 4 mm im Durchmesser hält. Auf demselben sind bei dem von mir untersuchten Exemplare jederseits sieben weißliche Erhebungen mit centraler Einsenkung sichtbar, die halbkreisförmig um eine in der Mitte des Feldes gelegene gleiche Erhebung angeordnet sind. Die mikroskopische Untersuchung ergiebt das Bild der Mammartaschenanlage, welches Gegenbaur l. c. wiedergegeben hat. — Die Zitze des erwachsenen Thieres scheint nicht eine fest bestimmte Anzahl von Ausführgängen zu besitzen, Gegenbaur fand sechs; ich bei dem von mir untersuchten Thiere acht.

Es erübrigt eine kurze Beschreibung des Materials an Zitzen erwachsener Thiere, das mir zur Verfügung stand, von Thieren, bei welchen mir eine direkte Vergleichung mit embryonalen Zuständen nicht möglich war. Unter den Phalangistiden gehört hierher Petaurus australis, unter den Raubbeutlern Dasyurus viverrimus.

Der Beutel von Petaurus, den ich ausgeschnitten erhielt, glich demjenigen des erwachsenen Phalangista vulpina. An derselben Stelle, wie bei dem letzteren, fand ich zwei Zitzen in symme-

trischer Lagerung. Über der einen von beiden befand sich noch eine dritte. Ich erhielt den Eindruck, als sei die vierte, die dieser entsprechen würde, nicht zur Entwicklung gekommen. Der Beutelmuskel war stark entwickelt. Die beiden ersterwähnten Zitzen stellten rundliche Hügel dar, auf der Spitze waren mehrere Öffnungen sichtbar; weder auf der Zitze, noch an ihrer Basis war eine Faltenbildung bemerkbar die auf eine Mammartasche hätte schließen lassen. Feine Öffnungen bedeckten die Zitzenoberfläche; an der Basis treten die ersten feinen Härchen auf; eine Areola ist an dieser Stelle vorhanden. Anders verhielt sich die dritte Zitze. Eine sekundäre Papille ragte aus einer Mammartasche hervor. Der Unterschied zwischen dieser und den anderen Zitzen lässt über die Ursache desselben keinen Zweifel. Jene haben funktionirt, die Zitzen sind ausgezogen, während diese entweder noch gar nicht fungirte oder in der letzten Zeit nicht von einem Jungen benutzt wurde. — Alle Zitzen besaßen etwa ein Dutzend Ausführgänge; die völlig entwickelten Zitzen erinnerten durch ihre rundliche Gestalt mehr an die bei Phalangista beschriebenen Verhältnisse; mit diesen sowohl als auch mit dem bei Perameles Gesehenen in Übereinstimmung trägt die Oberfläche drüsige Gebilde, die ohne scharfe räumliche Grenze über der Basis den Haaren weichen. An der »eingezogenen« kleineren Zitze steigen die Haare bis zur Höhe des Cutiswalles empor; hier ist der Bereich der Areola deutlich, da er der vom Cutiswall der Mammartasche umgrenzten, in ihrer Mitte die Papille tragenden Fläche entspricht. Die Strukturverhältnisse der Zitze stimmen sowohl mit dem früher beschriebenen überein, also auch mit denen von Dasyurus, zu denen ich mich jetzt wende.

Die Beschaffenheit und Größe des Beutels so wie die Zahl und Anordnung der Zitzen stimmten mit dem bei Perameles Beschriebenen überein, da auf jeder Seite sich deren vier befanden. Die Zitzen waren lang ausgezogene spitze Kegel ohne Spur einer Mammartasche oder einer Areola an der Basis; die Zahl der Öffnungen auf der Spitze war nicht bei allen konstant. Querschnitte wiesen bei Dasyurus eine Anzahl von acht, in einem Kreise gestellter gleich weiter Ausführwege nach; mehrere große Blutgefäße lagen innerhalb dieses Kreises, zahlreiche außerhalb desselben und zu ihnen koncentrisch angeordnet.

In den zwischen den Ausführwegen bleibenden Räumen steigen glatte Muskelzüge in der Längsrichtung der Zitze empor, ohne indessen diese Räume ganz auszufüllen. Es bleiben vielmehr viele

Lücken übrig, die ich bei Dasyurus ganz denjenigen ähnlich fand, die Gegenbaur bei Didelphys beobachtet hat. Namentlich in der Randzone sind sie ausgedehnt: die Hornschicht ist nicht stark entwickelt. Auf tiefen Schnitten ist die Wandung der Ausführwege stark gefaltet. Drüsige Gebilde vermisste ich.

Es ist hier der Ort, die Wiedergabe der Facta zu unterbrechen durch einen vergleichenden Rückblick auf die bei den Beutelthieren gefundenen Zustände. Aus meinen Beobachtungen über Beutelthiere resultirt Folgendes:

1) Die »primäre Anlage« mancher früherer Autoren ist die Anlage der Mammartasche und hat nichts mit einer Drüsenanlage zu thun.

2) Die Mammartasche ist ein allen Marsupialien zukommendes Gebilde. Sie ist ererbt von Monotremen, unter denen Echidna sie besitzt.

3) Es tritt im Laufe der embryonalen Entwicklung konstant die Differenzirung eines Theiles der Lederhaut zu dem die Mammartaschenanlage umgebenden Areolargewebe. Dasselbe bezeichnet durch seine Ausdehnung den Bereich der späteren Areola.

4) Die Saugwarze entsteht wesentlich durch eine Erhebung des Drüsenfeldes: doch wirkt bei ihrer Bildung der Cutiswall, der den Rand der Mammartasche darstellt, mit, bei den einen mehr, bei den anderen weniger. Die Zitze ist also wesentlich eine sekundäre, doch treten Andeutungen einer primären Zitzenbildung auf.

5) Die Zahl der Ausführgänge der Milchdrüsen ist eine größere und wechselnde.

ad 1) Als Beweise gegen die Drüsennatur der primären Anlage und als Bestätigungen ihrer integumentalen Natur führe ich an:

a. Das konstante Hineinragen eines Theils der Hornschicht in dieselbe. Bei Halmaturus und den jüngeren Stadien von Perameles ist es ein mäßig entwickelter, bei Phalangista ein stark ausgeprägter Hornpfropf von der Form eines Nagels. Bei dem Perameles von 8.6 cm Länge reicht die Hornschicht sogar bis auf den Boden der Mammartaschenanlage hinab.

b. Die Entstehung der Sprossen am Boden der Mammartasche in derselben Anzahl, in der später einzelne Milchdrüsen auf seiner Saugwarze ausmünden.

c. Das Vorhandensein eines Lumens in der Mammartaschenanlage. Dasselbe wurde beobachtet bei Phalangista und als ein mit der Außenwelt kommunicirender Raum bei Perameles.

d. Die Sprossung von Haaren und Talgdrüsen auf dem Drüsenfelde, wie ich sie für Perameles beschrieben und abgebildet habe.

ad 2 Die Mammartasche kommt allen Marsupialien zu. Ich berufe mich auf die Beobachtungen von MORGAN, OWEN und GEGENBAUR; ich wies sie nach bei Vertretern der Macropoda, der Scandentia und der Rapacia. — Den einfachsten Zustand derselben fand ich bei Perameles. Der Befund bei diesem ermöglicht eine direkte Verknüpfung der Mammartasche von Echidna mit jener der Beutler.

Bei Perameles setzen sich die Derivate der MALPIGHI'schen Schicht unverändert in die Mammartasche fort: Drüsenschläuche und Haare finden sich neben einander: bei Phalangista fanden sich keine Haare, obwohl die Möglichkeit, dass einige der Schläuche, die im Innern der Tasche in regelmäßigen Abständen von einander stehen, Haaranlagen sind, nicht ausgeschlossen ist. An diesen Zustand reiht sich der am meisten differenzirte bei Halmaturus. Abkömmlinge der MALPIGHI'schen Schicht, die mit der Drüsenanlage in Beziehung stehen, umgaben die Mammartaschenanlage und als Rest eines früheren tieferen Hinabsteigens in dieselbe finden sich in dem oberen Theile kleine Ausbuchtungen.

ad 3. Die erwähnten drüsigen Gebilde und Haare durchsetzen ein Gewebe, das aus der Cutis der unmittelbaren Umgebung der Mammartaschenanlage sich differenzirt hat, und, weil es mit der künftigen Areola in Beziehung steht, von mir den Namen »Areolargewebe« erhielt. Bei allen untersuchten Beutelthieren war es scharf ausgeprägt, doch zeigte es interessante Modifikationen bei den einzelnen. Den indifferentesten Zustand fand ich auch hier bei Perameles, wo die Faserzüge neben der Mammartasche senkrecht zur Oberfläche emporsteigen, ausstrahlen und einen nicht scharf begrenzten, relativ ausgedehnten Bezirk des Integumentes in Beschlag nehmen. Bei Phalangista steigen nur noch wenige Züge zur Oberfläche empor: die Hauptmasse des Gewebes hat sich koncentrirt um den unteren erweiterten Theil der Mammartasche: bei Halmaturus endlich findet sich eine um den Mittelpunkt des Drüsenfeldes koncentrisch angeordnete Areolarzone: aufsteigende Züge sind angedeutet. — Das Integument der Areola ist bei den erwachsenen Marsupialien noch nicht sehr von der Umgebung different geworden. Ihre Lage hängt von den Gebilden ab, welche die Zitze formen, ihre Ausdehnung ist durch das Areolargewebe bestimmt.

ad 4. Die Zitze der Beutler ist ein erhobenes Drüsenfeld. Vom Boden der Mammartasche erhebt sich die sekundäre Papille, die Öffnungen der Milchdrüsen auf ihrer Spitze tragend. MORGAN stellte diesen Entwicklungsgang für Halmaturus klar, GEGENBAUR bewies ihn für Didelphys; ich suchte ihn für Phalangista und Perameles als den einzig möglichen zu zeigen. Die Beutelthiere zeigen in diesem Punkte eine große Übereinstimmung; die Unterschiede in der Zitzenbildung sind aber um so mehr zu beachten, da sie bei höheren Formen sich stärker ausprägend die Zitzen als nicht mehr einander in strengem Sinne homologe Gebilde erscheinen lassen. Die Zitze mancher Beutler ist nicht eine rein sekundäre, d. h. es wirkt bei ihrer Bildung ein anderes Gebilde mit, welches — wie ich unten zeigen werde, ganz selbständig eine Saugwarzenbildung herbeiführt durch den einfachen Process des Wachsthums in die Länge und in die Breite: dies Gebilde ist der Cutiswall, der bei Echidna den Rand der Tasche vorstellt.

Wenn auch bei Marsupialien der extreme Fall, dass er allein zur Zitzenbildung verwandt wird, nicht vorkommt, so treten doch vermittelnde Zustände auf, indem sich der Cutiswall mächtig erhebt und zu einem nicht unbeträchtlichen Theile in die Zitze mit einbezogen wird. Dies ist der Fall bei Phalangista. Weniger erhaben ist der Cutiswall bei Perameles, noch weniger bei Halmaturus. Ich werde später an diese Zustände, die von hoher morphologischer Bedeutung sind, wieder anknüpfen.

Die Form der ausgebildeten Zitze ist bei Perameles, Dasyurus und Didelphys eine lang ausgezogene und zugespitzte; bis zum Eintritte der Lactation ist sie von der Mammartasche umscheidet; bei den Phalangistiden ist die Saugwarze mehr abgerundet, und auch hier sind Beweise für die zeitweilige Funktion der Mammartasche als Scheide vorhanden. Die Areola nimmt, der Entfaltung des embryonalen Areolargewebes entsprechend, bei den Raubbeutlern die Oberfläche der Zitze, und im eingezogenen Zustande derselben die Innenfläche der Mammartasche ein; im ausgezogenen Zustande entspricht die ganze Oberfläche der Saugwarze der Areola. Die Areola kann noch die Basis etwas überschreiten. Fast bei allen Beutelthieren, die ich untersuchte, fand ich drüsige Gebilde, welche die Areola charakterisirten. Über die Lage der Areola bei Halmaturus habe ich keine Beobachtungen machen können, doch darf ich aus der Örtlichkeit des Areolargewebes vermuthen, dass die Areola hier um die Basis der Zitze gelagert ist.

ad 5) Die Zahl der Ausführgänge der einzelnen Milchdrüsen ist eine größere, bei demselben Thiere bisweilen wechselnde: Die größte Zahl fand ich bei Halmaturus, nämlich 13; es sind vorhanden bei: Phalangista vulpina 13, Petaurus 12, Perameles 6 oder 5; Dasyurus 6 oder 5; Didelphys 8 oder 6.

Ich glaube die Beutelthier-Zitze hinlänglich charakterisirt zu haben und verlasse diese Ordnung der Säugethiere, deren Beziehungen zu den Zitzenbildungen anderer Ordnungen ich noch zu erörtern Gelegenheit haben werde. Zunächst wende ich mich zu einer Abtheilung der Mammalia, deren Saugwarze ohne Schwierigkeit von Verhältnissen, die bei Beutlern bestehen, ableitbar ist: es sind die Prosimiae.

Das Material, welches mir zur Verfügung stand, wurde durch eine beschränkte Anzahl erwachsener Thiere gebildet. Da es mir nicht möglich war, die Entwicklung der Zitzen zu studiren, so suchte ich den dadurch bedingten Mangel zu vermindern, indem ich meine Aufmerksamkeit auf die Verhältnisse der Saugwarze, auf die Beschaffenheit einer etwa existirenden Areola wie Mammartasche beim erwachsenen Thiere richtete, und mir aus festen, morphologisch bedeutungsvollen Gebilden den Typus der Prosimien-Zitze zu konstruiren suchte.

Von Chiromys untersuchte ich die beiden Zitzen, welche — im Gegensatz zu allen anderen Halbaffen — hier in der Inguinalgegend liegen[1]. Sie waren mächtig entwickelt, ihre wohl in Folge der Lactation sehr ausgedehnten Basaltheile lagen unmittelbar über der Plica inguinalis; die Saugwarzen wurden gebildet durch Papillen von $1^1/_2$ cm Länge, die eine feste Umhüllung besaßen. Mit der Lupe waren mehrere Öffnungen auf der Spitze sichtbar. Auf Horizontalschnitten lässt sich nachweisen, dass die Zitze eine starke Verdickung der Hornschicht besitzt, von welcher mehrere Zellschichten sich ablösen. In das Stratum Malpighii entsendet das Corium lange Papillen. Die Ausführgänge liegen in der Mitte zusammengedrängt, es sind deren zehn vorhanden. Das den Komplex derselben umschließende Gewebe ist reich an Blutgefäßen, auch finden sich hier quer durchschnittene Muskelzüge, dessgleichen zwischen den Ausführgängen. Letztere boten verschiedene Verhältnisse bezüglich ihrer Weite dar. Schon oberhalb der Basis der Zitze, also noch innerhalb der letzteren verzweigen sie sich, jeder zu einem besonderen Kom-

[1] Peters, Abhandl. der Berliner Akademie.

plex von Drüsenverästelungen gehörend. Faserzüge durchflechten sich in reichlichem Maße. Sie umlagern zum Theil die Ausführgänge und begleiten sie aufwärts, zum Theil stellen sie ein dieselben in sich aufnehmendes Geflecht dar.

Über Tarsius spectrum stimmen die älteren Angaben, die ich bestätigen kann, darin überein, dass zwei Paare Zitzen vorhanden sind, von denen das obere fast in der Achselhöhle, das untere in der Höhe des Nabels gelegen ist. Die makroskopische Betrachtung zeigt eine Areola an der Basis der Saugwarze. — Die Zahl der im Kreise angeordneten Ausführgänge beträgt sechs. Die eine der beiden untersuchten Zitzen war von einer Vertiefung umzogen, ohne dass die dadurch gebildete taschenförmige Einsenkung von einem besonderen Cutiswall umgeben war.

Die Lemuriden weisen in Zahl und Lagerung der Zitzen sehr wechselnde Zustände auf: es finden sich hier drei, zwei und ein Paar Zitzen.

Unter den Loris besitzt Stenops gracilis jederseits zwei Zitzen in pectoraler Lagerung: für die Subfamilie der Lichanotinen wird ein Zitzenpaar angegeben. — Der größte Wechsel scheint bei den Lemurinen zu herrschen: bei Microcebus werden zwei Zitzenpaare, das eine in der Pectoral-, das andere in der Inguinalgegend beschrieben; ich untersuchte ein weibliches Exemplar von Microcebus Smithii. Dasselbe besaß drei Paar Zitzen, mit pectoraler, abdominaler und inguinaler Lagerung. Das mittlere Paar war auffallend klein. Für Chirogaleus, Lemur mongoz, Lemur catta, Hapalemur, ist die Existenz nur eines Paares festgestellt: ich kann hier Lemur macaco und Lepilemur mustelina anreihen. Der einzige Halbaffe, für den drei Zitzenpaare als Regel erscheinen, ist Otolicnus.

Die Zitzen des völlig ausgewachsenen weiblichen Exemplares von Stenops zeichneten sich durch ihre relativ bedeutende Länge aus, die 6 mm betrug. Sie hielten 2 mm im Durchmesser, ihre Gestalt war die eines langen Kegels, dessen Spitze einige Öffnungen trug. Die Zahl der Ausführgänge wird von GEGENBAUR[1] auf drei angegeben, ich fand deren fünf. Makroskopisch ist eine Areola wahrnehmbar. Horizontale wie vertikale Schnitte durch die Zitze, weisen das Vorhandensein aufsteigender glatter Muskelzüge in derselben nach. Die Zitze wird von einer ganz schwachen Vertiefung

[1] Jenaische Zeitschrift Bd. VII.

umzogen, in welcher die Epidermis zur Areola differenzirt und gänzlich haarlos ist. Diese Vertiefung fand ich stärker ausgeprägt an einem kleineren männlichen Exemplar. Hier war in der That eine Mammartasche vorhanden, die eben so wenig, wie bei Tarsius, durch einen das umgebende Niveau wesentlich überragenden Cutiswall ausgezeichnet war. Die Zahl der Ausführgänge betrug auch in dieser Zitze fünf.

Bei Microcebus Smithii ergab sich Folgendes. Die Saugwarze ist ein 2 mm langes Gebilde: von geringem Durchmesser: von einer Mammartasche oder einer Areola an der Basis ist nichts zu sehen. Die Spitze trägt eine Vertiefung. Die Zitze besitzt eine starke verdickte Hornschicht. Die Zahl der Ausführgänge betrug bei zwei Zitzen zwei, bei einer dritten war nur einer vorhanden. Dieser Wechsel bei einem und demselben Thier ist nicht ohne Bedeutung. Von den zwei Ausführgängen verzweigte sich jeder selbständig in der Höhe der Zitzenbasis. Die Wandungen der Gänge sind gefaltet. Die Behaarung erreicht nicht die Basis der Zitze, die in ihrem Verhalten einer ausgezogenen Nagethierzitze ähnlich erscheint. Die beiden Ausführgänge münden gemeisam in eine Vertiefung auf der Spitze aus.

Über die anderen untersuchten Zitzen bemerke ich, dass ihnen der Besitz einer Areola und der Mangel einer Mammartasche gemeinsam war. Bei Lemur macaco liegt eine 3 mm hohe Warze in der Mitte einer Areola von 7 mm Durchmesser. Zahl der Ausführgänge sechs: bei Lepilemur mustelina sind fünf derselben vorhanden: die Zitze stellt einen flachen Hügel dar: die Areola ist ausgeprägt. Otolicnus crassicaudatus hat sechs Ausführwege.

Die Ergebnisse dieser nur an erwachsenen Prosimien gemachten Beobachtungen sind:

1) Die Saugwarze der Halbaffen ist eine sekundäre, sie steht in ihrem Verhalten dem menschlichen Zustande nahe.

2 Die Mammartasche persistirt nicht im erwachsenen Zustande.

3) Die Areola liegt im Niveau der umgebenden Haut.

4 Die Zahl der Ausführgänge deutet auf eine allmähliche Verminderung der auf einer Warze ausmündenden Drüsen hin.

5) Die wechselnde Zahl und Lagerung der Zitzen deutet auf das alleinige Fortbestehen der pectoral gelagerten.

Diese Angaben gelten natürlich nur für die Verhältnisse im Allgemeinen: im Einzelnen treten viele Eigenthümlichkeiten auf, die aber hier nicht berücksichtigt werden dürfen, weil es sich darum

handelt, das den Halbaffen Gemeinsame und für ihre Zitze Charakteristische zu erkennen.

Die ersten drei Punkte gehen unmittelbar aus den Thatsachen hervor und bedürfen keiner weiteren Erläuterung. Was den vierten Satz betrifft, so ergab sich ein Schwanken in der Zahl der Ausführgänge zwischen 10 und 1. Die einfache Betrachtung lehrt, dass für die Nahrungsaufnahme des Jungen ein günstigerer Zustand gegeben ist, wenn die Milch durch einen weiten Ausführgang, als wenn sie durch viele enge Wege ausgeleitet wird. Ferner ist klar, dass unter einer Anzahl ursprünglich in gleicher Weise funktionirender und auf einer Warze gemeinsam ausmündender Drüsen, eine leicht sich stärker entwickeln wird als die andere; indem sie dadurch den anderen gegenüber eine vortheilhafte Stellung erlangt, fährt sie fort, sich mächtiger zu entfalten und wird unter dem Einfluss der Vererbung, so wie der Anpassung an die Bedürfnisse des Jungen, die Funktion ihrer Genossinnen allein übernehmen können. Es kann also nicht wunderbar erscheinen, wenn in einer Thiergruppe ein Hinstreben auf eine möglichst geringe Zahl gemeinsam ausmündender Drüsen hervortritt. Dies ist nun bei den Prosimien der Fall, wo Microcebus ein vortreffliches Beispiel der bezeichneten Reduktion liefert. Bei demselben Thier hat die eine Zitze zwei, die andere nur einen Ausführgang.

Die besprochene Erscheinung ist für die Milchdrüsen von allgemeiner Geltung. Man begegnet ihr in mehr als einer Säugethiergruppe. Sie macht den Wechsel in der Zahl der Ausführgänge verständlich, so wie dieser wieder auf jene ein helles Licht wirft.

Der fünfte Satz ging hervor aus folgender Betrachtung: Bei einigen Halbaffen finden sich drei Paar Zitzen in pectoraler, abdominaler und inguinaler Lagerung (Otolicnus), bei anderen zahlreichen Prosimien ist das inguinale (Tarsius), bei anderen das abdominale Paar allein reducirt (Microcebus). Viele endlich haben nur vollständig entwickelte Pectoralzitzen. Es steht also fest, dass bei den Halbaffen die nicht an der Brust gelegenen Zitzen reducirt werden. Ich setze dieses in Beziehung 1) mit der verminderten Zahl der Jungen, 2) mit der Lebensweise der Thiere. Die meisten Halbaffen werfen ein oder zwei Junge, die sie an der Brust mit sich herumtragen. Im Gegensatz zu den Carnivoren und vielen Nagern herrscht bei ihnen eine springende und kletternde Art der Lokomotion vor. Es ist einleuchtend, dass die Leichtigkeit und Behendigkeit dieser Bewegung nur dann nicht durch das Tragen der Jungen

beeinträchtigt wird, wenn die Jungen an Zitzen, die in der Nähe der Achselhöhle gelegen sind, getragen werden. Auf diese Weise möchte sich die Reduktion der immer weniger in Funktion tretenden abdominalen und inguinalen Zitzen erklären. Der Zustand, in welchem noch drei Paar Zitzen vorhanden sind, weicht gar nicht von Verhältnissen ab, die man bei Carnivoren und bei vielen Nagern findet. So leiten hierin die Halbaffen von jenen Säugethiergruppen zu der der Affen.

In der Struktur, wie in dem Zustande der Mammartasche und Areola reihen sich an die Prosimienzitzen diejenigen der Affen. Von Affen standen mir einige erwachsene Thiere zur Verfügung. Dieses Material berücksichtige ich nur desshalb, weil bei den Catarrhinen sich eine völlige Übereinstimmung mit den menschlichen Verhältnissen herausstellte. Die normale Lagerung an der Brust ist allen Primaten gemeinsam.

Von Arctopitheceen untersuchte ich ein weibliches Exemplar von Hapale Jacchus. Zitze 2 mm lang, 1 mm breit, abwärts hängend; makroskopisch weder Areola an der Basis, noch eine Mammartasche angedeutet. Die Zahl der Ausführgänge acht. Behaarung reicht bis an die Basis der Zitze.

Unter den Platyrrhinen fand ich bei Mycetes seniculus Verhältnisse, die von den Catarrhinen abweichen. Die Oberfläche der Zitze ist pigmentirt; die Form ein niedriger Kegel, auf der Spitze findet sich eine Vertiefung; eine schwache Vertiefung umzieht auch die Warze. Die Zahl der Ausführgänge beträgt zwei. Die Catarrhinen[1] zeigen unter einander und mit dem Menschen gänzlich übereinstimmende Zustände. Als Beispiele führe ich an: Macacus ater besitzt eine Saugwarze, die sich als flacher Hügel in der Mitte einer stark pigmentirten Areola erhebt. Auf der etwas planen Spitze sind hier 12 Ausführöffnungen; bei Cercopithecus deren acht. Areola und Saugwarze gänzlich haarlos. — Hinsichtlich der Struktur und der Form der menschlichen Zitze verweise ich auf die betreffende Litteratur; hinsichtlich der Entwicklung der-

[1] Bei allen fand ich dieses Verhalten; ich führe die untersuchten Thiere nicht einzeln an, da mir bei einigen die genaue systematische Bestimmung nicht möglich war.

Bei einem mit dem Namen »Varecia« bezeichneten Thiere war der Befund ein so eigenthümlicher an die Carnivoren erinnernder, dass ich eine Anführung desselben ohne die Möglichkeit der Einreihung und Verwerthung nicht für richtig halte.

selben auf die Arbeiten von Langer, Huss, Kölliker und Rein. Ich führe hier kurz dasjenige an, was für die Vergleichung von Wichtigkeit ist.

Die Entwicklung der Milchdrüse[1] beginnt auch beim Menschen mit der Bildung der Mammartaschenanlage, die für den Menschen ganz sicher nachgewiesen ist. Die Cutis bildet um sie herum einen schwach ausgeprägten Wall. Vom Boden der Mammartaschenanlage — dem Drüsenfelde aus — entstehen die Sprossen der Milchdrüsen. Die Saugwarze entsteht, indem sich das Drüsenfeld erhebt, in ein gleiches Niveau mit dem Rande des Cutiswalles gelangt und nun als Areola äußerlich sichtbar wird. Diese Erhebung wird theilweise bedingt durch eine Abflachung der Mammartaschenanlage. In der Mitte der Areola erhebt sich nun die sekundäre Papille, auf deren Spitze die Milchdrüsen ausmünden.

Die Folgerungen, die sich aus diesem Entwicklungsgange für den Menschen und für die Mehrzahl der Primaten ergeben, sind:

1) Die Mammartasche tritt bei den Embryonen der Primaten auf, sie persistirt beim Menschen normalerweise nicht[2].

2) Die Areola entspricht der Innenfläche der embryonalen Mammartasche.

3) Die Saugwarze der Primaten ist eine sekundäre Bildung; doch gilt dieses nur mit einer gewissen Einschränkung: Der Cutiswall betheiligt sich, wenn auch nur in ganz untergeordneter Weise an der Bildung der Papilla mammae. — Ich schließe diese Reihe, die von den Beutelthieren durch die Halbaffen bis zum Menschen führt, ab, indem ich mich über die Aufstellung derselben später rechtfertigen werde. Hier bemerke ich nur, dass die von mir vorgenommene Anordnung hinsichtlich der Saugwarzenbildung eine tiefe Begründung besitzt. Dasselbe darf ich behaupten von einer zweiten Reihe, in deren Besprechung ich jetzt eintrete, eine Reihe, deren Repräsentanten einige Nagethiere sind.

Von den wenigen Schriften, in denen die Zitzenbildung dieser Ordnung der Mammalia Erwähnung gethan wird, ist es die Abhandlung von Gegenbaur »Über die Milchdrüsenpapillen der Säuge-

[1] Die Präparate von M. Huss standen mir zur Verfügung.

[2] Es geschieht dieses im Fall der »eingezogenen Brustwarze«; doch handelt es sich hierbei nicht um eine Hemmungsbildung allein, da ja im Laufe der embryonalen Entwicklung kein Stadium vorkommt, wo am Grunde der noch vertieften Mammartasche die Papille sich erhebt. Die »eingezogene« Brustwarze der Menschen erinnert an Zustände, die bei gewissen Säugethierordnungen einen Theil des Lebens hindurch persistiren.

thiere«, durch welche eine Verknüpfung der bei den Murinen sich findenden Einrichtungen mit solchen bei Beutelthieren angebahnt wurde. Es wurde gezeigt, dass bei Didelphys und Mus das Gemeinsame besteht in der Entstehung der Zitze im Grunde einer Einsenkung des Integumentes, so wie dass erst während der Funktion ein Hervortritt stattfindet. Das als Scheide für die Zitze dienende Gebilde wird jedoch durch die Vergleichung mit den Einrichtungen der Monotremen auf die Mammartasche von Echidna zu beziehen sein. Wir sehen desshalb in jener sogenannten Zitzenscheide keine singuläre Bildung, sondern eine aus einem niederen Zustande ererbte Einrichtung, die sich bei Beutelthieren unter geänderten funktionellen Verhältnissen forterhalten hat«. — Tritt die Zitze in Funktion, so erhebt sie sich unter Ausstülpung der Mammartasche. Die Basis geht unmittelbar ins behaarte Integument über: an dieser Stelle ist also keine Areola vorhanden.

Ferner wurde gezeigt, dass bei den Murinen auf jeder Zitze nur eine einzige Drüse zur Ausmündung gelangt.

Die einzigen mir bekannten Angaben über die Entwicklung einer Nagethierzitze sind von Rein[1] und beziehen sich auf das Kaninchen. Er beschreibt eine »primäre Epithelanlage«, die demjenigen entspricht, was ich als Mammartaschenanlage bezeichne. Nach der Form dieser Anlage unterscheidet Rein folgende Stadien: Hügelförmige, linsenförmige, zapfenförmige, kolbenförmige Anlage. Als fünfte Periode folgt die der Sprossenbildung: »Die charakteristischen und hervorragendsten Momente der letzten sechsten Periode bilden die energische regressive Metamorphose der primären Epithelanlage: das damit Hand in Hand gehende stärkere Wachsthum der Warzenerhebung und die progressive Ausbildung der sekundären Epithelanlagen.« Nach Rein geht die »primäre Epithelanlage« durch einen »Verhornungsprocess« zu Grunde. Er beruft sich auf analoge, von Schweiger-Seidel (Virchow's Archiv Bd. 37) an der Glans Penis des Menschen beschriebene Processe.

Von anderen Nagethieren sind bisher in Bezug auf ihre Zitzen untersucht worden: 1) das Meerschweinchen, für welches de Sinéty einen einzigen Ausführgang nachwies, eine Angabe, die von Rein[2] bestätigt und mit dem bei den Wiederkäuern bekannten Zustande in Beziehung gesetzt wird, indem er die Homologie der Ausführ-

[1] Rein. l. c. pag. 431 ff.

[2] l. c. pag. 489.

gänge bei Cavia und den Wiederkäuern behauptet. Rein beschreibt ferner die scharf begrenzte fast unbehaarte Areola an der Basis der Zitze. 2) Der Lemming, für dessen Zitze ein Ausführgang angegeben wird. 3) Einige Murinen, nämlich weiße Mäuse und Ratten, über welche Rein berichtet. Er beschreibt ein Präparat, auf welchem neben der »Drüsenanlage« zwei epitheliale Ausläufer, in vertikaler Richtung von der Oberhaut ausgehend, sichtbar sind und sieht in der Entstehung derselben den Beginn einer Taschenbildung. Er glaubt, »dass man berechtigt ist anzunehmen, dass die Drüsentasche einer Epidermiswucherung ihr Dasein verdankt«. Ich komme auf diese Angaben Rein's weiter unten zurück.

Es muss zugestanden werden, dass die Litteratur über den Bau und die Form der Nagethierzitzen wenig reichhaltig ist; noch spärlicher sind die Notizen über Zahl und Lagerung derselben. Eine eingehende Berücksichtigung dieser Verhältnisse liegt außerhalb des Bereiches meiner Arbeit. Da ich jedoch bei anderen Säugethieren diese Zustände berücksichtigen muss, so will ich auch hier nicht ganz daran vorbeigehen, sondern in der Kürze das Wichtigste dessen berichten, das ich in Erfahrung bringen konnte.

So mannigfach wie die Formen der Nager und so verschieden bei den einzelnen Gruppen wie ihre Lebensweise, sind Zahl und Lage der Zitzen. Bei den Leporiden finden sich häufig zwei pectoral gelagerte Paare und drei am unteren Theile des Bauches. Bei Kaninchen traf ich häufig nur drei Paar in pectoraler, abdominaler und inguinaler Lagerung. Unter den Subungulaten hat Cavia nur zwei Zitzen über der Plica inguinalis. Den Hystrices werden zwei bis drei Paare zugeschrieben: Cercolabes villosus hat zwei Paar. Von Dipodiden untersuchte ich Dipus aegyptius und Actalaga halticus. Bei dem ersten Thier konstatirte ich drei, bei dem zweiten vier Paar Zitzen. Fünf, von denen zwei an der Brust liegen, bilden die Regel bei den Muriden, die aber häufige Abweichungen zeigen. Eben so verhalten sich die Arvicoliden Hypudaeus amphibius vier Paar, dessgl. Myodes Lemnus, beim Eichhörnchen sind meist vier Paare vorhanden.

Die Entwicklung einer Nagethier-Zitze untersuchte ich an Rattenembryonen. Natürlich ist es eine offene Frage, in wie fern die Entwicklung bei den anderen ähnlich verläuft, da die Zitzen der erwachsenen Thiere in den einzelnen Familien von einander abweichen, und nur wenige feste Punkte, die den Typus der Nagethier-Zitze aufzustellen ermöglichen, bei allen sich wiederfinden. Das jüngste

Stadium der Milchdrüsenentwicklung bei der Ratte fand ich bei einem Embryo von 1 cm Länge. Die Schichten des Stratum Malpighii haben sich verdickt und bilden einen ganz flachen Hügel, ohne Spur einer centralen Einsenkung. Das darunter liegende Gewebe der Lederhaut scheint verdichtet und färbt sich mit Karmin intensiv. Die Form des Hügels gleicht der, welche Rein für dasselbe Gebilde beim Kaninchen beschrieben hat und zeigt auch große Ähnlichkeit mit der von Huss bei menschlichen Embryonen erkannten Erhebung der Epidermis, womit der Process der Milchdrüsenbildung sich einleitet.

Bei Embryonen von 3 cm Länge ist das Bild ein völlig anderes. An der Oberfläche des Körpers ist auch mit starker Lupe noch nichts von einer Milchdrüsenanlage zu erkennen. Auf Vertikalschnitten sieht man, dass das Stratum Malpighii bereits begonnen hat, Haaranlagen zu entsenden und dass es sich zu beiden Seiten des Nabelstranges zu Gebilden differenzirt hat, die sich durch ihre Lage, wie durch ihre Gestalt als Anlage des Milchdrüsenapparates kenntlich machen. Die Gestalt derselben ist eine eigenthümliche (Taf. XIV Fig. 8). Die Hornschicht (*H.*) überkleidet als dicke Lage einen epidermoidalen Hügel, auf dessen Mitte eine schwache Einsenkung sichtbar ist. Das Stratum Malpighii (*S.M.*) entsendet einen langen flaschenförmigen Fortsatz. Die innerste Zellschicht der Malpighi'schen Schicht (*C.*) ist cylindrisch und lässt sich eine Strecke weit in den flaschenförmigen Fortsatz abwärts verfolgen. Die untere Hälfte (*Gl.*) desselben ist nicht wie die obere gerade abwärts gerichtet, sondern nach der Seite des Körpers umgebogen. Hier ist eine Randschicht ausgeprägt, doch nicht durch cylindrische Zellen, große Zellen erfüllen das Innere dieses Abschnittes, dessen Wandungen nicht durch scharfe Linien begrenzt erscheinen. Dieser lange Fortsatz dringt tief in die Cutis ein. Der obere Theil des flaschenförmigen Gebildes ist von dichterem Gewebe (*A*) umhüllt. In der Lederhaut ist hier Areolargewebe differenzirt. Dieses Gewebe verhilft zu einem Verständnis der Bedeutung, die dem flaschenförmigen Fortsatze zuzusprechen ist. Es wären zunächst drei Möglichkeiten denkbar: Entweder ist der Fortsatz die Mammartaschenanlage, oder er ist die Anlage einer Milchdrüse, oder aber er umfasst beide in sich. Gegen die Annahme, in ihm ausschließlich eine Mammartaschenanlage zu sehen, spricht einmal seine Gestalt, die bei keinem anderen Thiere wiederkehrt. Überall ist die Taschenanlage ihrer Natur gemäß senkrecht abwärts gerichtet. Ferner müsste, wenn jene Annahme richtig wäre, das Areolargewebe den ganzen Fortsatz umhüllen.

koncentrisch zu dem Punkte angeordnet, wo später die Sprossung der Milchdrüsen sich vollzieht. Endlich würde zu erwarten sein, dass die Cylinderzellenschicht auch den unteren Theil des Fortsatzes auskleidete. Aber auch als eine Drüsenanlage kann ich den ganzen Fortsatz nicht betrachten. Das Vorhandensein und die Lagerungsbeziehungen des Areolargewebes führen zu der Annahme, dass ein Theil des Fortsatzes, nämlich die obere Hälfte (*Ma.*), der Mammartaschenanlage angehört. Es ist bekannt, dass bei der erwachsenen Ratte nur eine Drüse auf der Zitze ausmündet. Diesen Zustand (Fig. 9) sehen wir fertig angelegt bei Embryonen von 4.5 cm Länge. Die dort sich zeigende und noch näher zu besprechende Drüsenanlage besitzt die größte Ähnlichkeit, auch in der Richtung ihrer Achse gegen die Körperoberfläche, mit dem unteren Abschnitt des flaschenförmigen Fortsatzes. Ich halte demnach jenen oberen Theil des Fortsatzes für die Mammartaschenanlage, von deren Boden, dem Drüsenfelde aus, die einzige Drüse hervorgesprosst ist, die später auf der Zitze ausmündet. Die Grenze beider Gebilde ist gegeben durch die Cylinderzellenschicht des Stratum Malpighii, die nur den oberen Theil, d. h. die Mammartaschenanlage, auskleidet. Zugleich halte ich es für möglich, dass das Stratum Malpighii hier sogar in einem größeren Umfange zur Mammartaschenanlage gehört, als es durch das Areolargewebe angedeutet wird. Über die Gründe zu dieser Annahme werde ich mich unten genauer äußern. Diese beiden Kombinationen hinsichtlich der Mammartasche ermöglichen allein eine Verknüpfung des folgenden Stadiums mit dem eben beschriebenen.

Die Haaranlagen (Fig. 9) sind bei Embryonen von 4.5 cm Länge in ihrer Differenzirung bedeutend vorgeschritten. Die Milchdrüsenanlage zeigt folgendes Verhalten: Die Hornschicht (*H.*) überkleidet einen Hügel, den die unterliegenden Gewebstheile bilden. Auf der Spitze des Hügels besteht eine schwache Einsenkung. Das Verhalten des Stratum Malpighii stellt sich in folgender Weise dar: Die unterste Schicht senkt sich abwärts, die Innenwand einer Tasche darstellend, von deren Boden sich eine Papille *P.* erhebt, die wesentlich die Veranlassung zu dem Hügel abgiebt, der die Malpighi'sche und die Hornschicht über das umgebende Integument erhebt. Von der Höhe der Papille senkt sich eine Drüsenanlage (*Gl.*) in die Cutis. Um die Papille herum zeigt die Malpighi'sche Schicht eine bedeutende Verdickung. Das Areolargewebe ist nur im Bereiche jener Papille wahrzunehmen.

Wenn ich dieses Stadium mit dem vorangehenden vergleiche, so komme ich, mich auf die oben begründete Annahme stützend, zu dem Resultate, dass sich eine sekundäre Papille erhoben hat, welche die Mündung der einzigen Drüse in die Höhe hob. Es würde ein Wortstreit sein, wenn man bei dieser Erhebung der Papille das Einsinken des umgebenden Stratum Malpighii als das Wichtigere erklären wollte. So weit dieses sich einsenkt, um die Tasche zu bilden, so weit reicht eben das Gebiet der Mammartasche, wenn es auch nicht durch das Areolargewebe in diesem Umfange gekennzeichnet wird.

Um dies zu verstehen, muss man sich die Bedeutung des Areolargewebes überhaupt und speciell bei der Ratte klar machen. Ich habe bei Besprechung der Beutelthiere oft darauf hingewiesen, dass das Areolargewebe die Mammartaschenanlage umhüllt, wobei gewisse Verschiedenheiten bei den einzelnen Beutlern zu verzeichnen waren. Diese Verschiedenheiten deuteten auf eine Beziehung des Areolargewebes zu den Milchdrüsenanlagen hin. Bei Perameles, wo im Zusammenhang mit dem primitiven Zustande seiner Mammartaschenanlage die ganze Innenfläche derselben mit Schläuchen besetzt war, die zur Milchdrüsenanlage in Beziehung standen, war das Areolargewebe weit ausgedehnt; bei Phalangista, wo vom Drüsenfelde aus mehrere Milchdrüsen hervorsprossten, und nur wenige Differenzirungen die höheren Theile der Tasche auszeichneten, umhüllt das Areolargewebe koncentrisch diesen tiefsten Theil der Anlage, zahlreiche Faserzüge nach oben entsendend; bei Halmaturus, wo nur vom Drüsenfelde aus Sprossungen sich vollzogen, war nur dieser Theil vom Areolargewebe umhüllt. Die Milchdrüsensprossen durchsetzen die Areolarzone: Langer deutet an, dass Zellen des Areolargewebes sich den wachsenden Drüsensprossen anlagern: er beweist den innigen Zusammenhang, der zwischen der Entwicklung der Milchdrüsensprossen und den Elementen des umgebenden Gewebes, eben des Areolargewebes besteht. Wie zu der Anlage der Milchdrüsen, so steht das Areolargewebe auch zur Papille in inniger Beziehung. Dies Gewebe, welches in den primitiveren Formen der gesammten Wandung der Mammartasche zukommt, hat seine größte Bedeutung in der Saugwarze. Wo es glatte Muskelzüge hervorgehen lässt, gestaltet sich die Saugwarze zu einem kontraktilen Gebilde. Diese funktionelle Beziehung gab sich bei den Beutelthieren zu erkennen, bei deren einzelnen Formen eine Reduktion jenes Gewebes, eine Beschränkung auf die die Papille hervorgehenlassende Strecke des Bodens der Mammartasche nachweisbar ist. Bei fortschreitender

Verminderung der Zahl der Milchdrüsen wird auch das die Ausführgänge umgebende Gewebe reducirt. Dieser Fall liegt bei der Ratte vor, wo die Reduktion auf eine einzige Drüse stattfand, womit nothwendigerweise auch das Areolargewebe im Zustande größter Reduktion bestehen muss. Es findet sich dann in der die Erhebung am Boden der Mammartasche darstellenden Papille. An jenen Theilen der Tasche, die die Funktion der Umscheidung der Zitze übernehmen, hat das Areolargewebe keine Funktion und wird daher reducirt.

Bei dem vorhin angeführten Embryo ist eine Einsenkung des Stratum Malpighii zur Bildung einer Tasche in viel weiterem Umfange eingetreten, als dasselbe im vorhergehenden Stadium durch das Areolargewebe als zur Mammartaschenanlage gehörend gekennzeichnet war. Es ist somit die Mammartasche der Ratte als eine nicht accessorische Bildung zu betrachten, vielmehr in Erwägung der Veränderungen, denen die Ausdehnung des Areolargewebes und die Funktion der Mammartasche unterworfen war, kann kein Zweifel darüber sein, dass die Mammartasche, wo sie sich bei einem Nagethier findet, derjenigen der Beutler und somit der von Echidna homolog ist. Sie ist übergetreten in die Funktion einer Scheide. Als solche stellt sie sich dar bei Embryonen von 6 cm Länge. Die Papille hat an Höhe und Breite zugenommen. Sie hat die Drüse bis zur Oberfläche gehoben. Die Haaranlagen steigen auf der Innenwand der Tasche eine kurze Strecke abwärts, um dann gänzlich aufzuhören. Damit ist für das Wesentliche der Zustand des erwachsenen Thieres erreicht, der bis zum Eintritt der Lactationsperiode sich erhält. In diesem ausgebildeten Zustande gehören zur Zitze folgende Gebilde:

1) Die Saugwarze: sie ist ganz frei von Haaren; ihr Integument zeigt in kontrahirtem Zustande starke Faltungen. Auf der Spitze mündet der Ausführgang der einzigen Drüse aus. Die Schichten der Epidermis senken sich ein wenig in den Kanal hinein. Sonst ist er mit Cylinderepithel ausgekleidet. Faseriges Bindegewebe bildet die Grundlage der Zitze. Es treten in demselben Lücken auf, wie sie bei vielen Beutlern erwähnt wurden. Quergestreifte Muskelfasern, die über der Milchdrüse gelagert sind, wurden von Gegenbaur auf einen Compressor mammae bezogen.

2 Die Milchdrüse stellt außer der Lactation eine flach ausgebreitete Schicht dar. Ihre Lappen ragen in das Niveau der Zitzenbasis.

3 Die Mammartasche. Die Haare reichen bis auf die Höhe ihres Cutiswalles, während die Innenfläche gänzlich haarlos ist. Der Boden der Tasche liegt in gleichem Niveau mit der umgebenden Haut. Beim Eintritt der Lactation tritt die Zitze hervor und die Mammartasche dient, indem sie ausgestülpt wird, zur Verlängerung der Zitze.

An die Schilderung der Rattenzitze reihe ich die Beschreibung der Zitzen einiger anderer von mir untersuchter Nagethiere. Die Maus stimmt in den wesentlichen Punkten, von den Größenverhältnissen abgesehen, mit der Ratte überein. Dasselbe gilt von Hypudaeus amphibius. Die Mammartasche ist in derselben Weise entwickelt, wie bei der Ratte. Die Zitze ragt mehr oder weniger aus ihr hervor. Auch hier ist nur ein Ausführgang vorhanden. Wie bei der Ratte, biegt derselbe in der Gegend um, wo die ersten Drüsengänge in ihn münden. — Der Lemming schließt sich den vorigen an; auch hier fand ich die Tasche wohl entwickelt; es mündet nur eine Drüse auf der Zitze aus. Dieses Verhalten kommt aber keineswegs allen Nagern zu. Beim Kaninchen besteht immer eine Mehrzahl von Ausführgängen; häufig finden sich sechs, bisweilen mehr und die Zahl wechselt selbst bei demselben Thiere. Die Zitze eines in Lactation befindlichen Kaninchens stellt sich als eine steil ansteigende kegelförmige Erhebung dar. Sie befindet sich nicht in der Mitte einer Areola, wenn auch eine flüchtige Betrachtung eine solche an der Basis der Zitze in einer hellen Zone vermuthen könnte. Diese Zone ist aber nicht frei von Haaren. Auf der Oberfläche der Zitze zeigt das Stratum corneum eine Verdickung. Die Ausführwege sind von koncentrischen Gewebzügen umhüllt, welche zum Theil durch glatte Muskelfasern gebildet werden. Diese steigen parallel mit den Gängen empor und vertheilen sich in der Zitze. Dazwischen finden sich ähnliche Lückenräume, wie bei der Ratte. Der Drüsenkomplex hat eine scheibenförmige Gestalt.

Die Zitzen anderer von mir untersuchter Nager stimmen in ihren Strukturverhältnissen entweder mit denen des Kaninchens oder der Ratte überein. Nur die Zahl der Ausführgänge differirt bei den einzelnen Familien und auch innerhalb derselben. Beim Eichhörnchen kommen sieben Ausführgänge vor: die Zitze ist hoch, mit länglicher Basis, die Oberfläche von starken Furchen durchzogen. — Aetalaga halticus, ein Vertreter der Dipodidae, hat eine sehr lange steil ansteigende Zitze. Die acht Ausführgänge sind hier sehr deutlich von koncentrischen Muskelfaserzügen umgeben.

Dipus aegyptius hat eine kleine rundliche Zitze. Bei allen diesen war nichts von einer an der Basis gelegenen Areola vorhanden, desgleichen nichts von einer Mammartasche. Eine solche fand ich dagegen bei Cercolabes villosus.

Die Entscheidung darüber, ob die Mammartasche ein allen Nagern bis zum Eintritte der Lactationsperiode zukommendes und bei allen als Zitzenscheide fungirendes Gebilde ist, kann nur durch Untersuchung zahlreicher Nager verschiedener Altersstufen geliefert werden. Da mein Material zum größten Theil in Spirituspräparaten bestand, so konnte ich an die Entscheidung dieser Frage nicht denken: ich enthalte mich daher jedes Urtheils über die Tragweite der bei der Ratte gemachten Befunde, sowohl was die ausgebildete Zitze, als was den Process ihrer Entwicklung betrifft. In diesem Sinne ist die kurze Betrachtung aufzufassen, die ich den über die Zitze der Nager bekannt gewordenen Thatsachen folgen lasse.

Die für die Bildung der Zitze bedeutungsvollen Punkte, nämlich die Entstehung der Saugwarze, das Schicksal der Mammartasche und das Verhalten der Areola haben bei der Ratte so viel Eigenthümliches, dass wir die Zitze derselben nicht mit derjenigen Bildung auf eine Stufe stellen können, die als eine mehreren Ordnungen gemeinsame aus der Betrachtung gewisser Beutler, so wie der Prosimien und Affen resultirte. Die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Rattenzitze fasse ich in Folgendem zusammen:

1) Die Saugwarze ist eine sekundäre Bildung. Sie ist vor Eintritt der Lactation etwas Anderes als nachher.

2) Die Mammartasche persistirt bis zum Eintritt der Lactationsperiode.

3) Die reducirte Areola ist vor Eintritt der Lactation im Innern der Tasche zu suchen; nachher ist keine Areola an der Basis unterscheidbar.

Wie groß die Mannigfaltigkeit ist, die in der Bildung der Säugethier-Zitzen obwaltet, wie zahlreich die Möglichkeiten einer verschiedenen Verwerthung der morphologisch bedeutungsvollen Gebilde, dafür giebt einen neuen Beweis die Ordnung der Carnivoren. Wenn ich dieselben den Nagethieren folgen lasse, so bin ich weit entfernt, dadurch auf eine nähere Beziehung der Zitzenbildungen beider mit einander hinweisen zu wollen; ich glaube vielmehr zeigen zu können, dass auch bei den Carnivoren ein selbständiger Typus der Zitzenbildung auftritt, der zwar genug Vergleichungspunkte

mit anderen Ordnungen darbietet, ja selbst eine vermittelnde Stellung zwischen extremen Formen einnimmt, aber dennoch eine so eigenartige Bildung repräsentirt, dass ich behaupten darf, mit der Besprechung der Carnivoren-Zitze in eine dritte Reihe der Zitzenbildungen einzutreten, eine Reihe, die ihre Wurzeln in Zuständen hat, wie sie sich bei gewissen Beutlern finden.

Ich theile zunächst die Thatsachen mit, aus denen sich die eben angedeuteten Resultate von selbst ergeben. Die Zahl und Lagerung der Zitzen lasse ich hier bei Seite, theils aus Mangel an Material, theils um der Gleichförmigkeit willen, die in dieser Ordnung vorherrscht, indem bei den meisten sich vier resp. fünf Zitzenpaare von der Pectoral- bis zur Inguinalgegend finden.

Das Stadium, von dem ich ausgehe, ist einem Hundeembryo entnommen, dessen Länge 6 cm betrug. Die Anlage erscheint makroskopisch als ein Hügel mit centraler Vertiefung. Die mikroskopische Untersuchung Fig. 10 zeigt, dass beim Hunde die Mammartaschenanlage *Ma.* in der deutlichsten Weise auftritt. Ein nicht sehr hoher epidermoidaler Hügel wird von der Hornschicht *H.* so überkleidet, dass dieselbe sich auf dessen Höhe einsenkt und hier eine lokale Verdickung zeigt. — Das Stratum Malpighii entsendet die Mammartaschenanlage als eine Einsenkung von der Gestalt eines Trapezes mit abgerundeten Ecken. Eine Serie von Schnitten ergiebt, dass die obere Öffnung, wie die Bodenfläche der Anlage eine runde Form besitzen: der Durchmesser der letzteren ist etwa doppelt so groß als der der ersteren. Der Boden (*Dr.* stellt eine leicht ausgehöhlte Fläche dar. Ihr Mittelpunkt liegt unter dem Niveau der an die Basis des Hügels grenzenden Oberhaut. Das Stratum Malpighii besteht neben der Mammartaschenanlage aus etwa fünf Zellschichten. Die tiefste (*C.*) wird durch sehr hohe Cylinderzellen gebildet, welche die ganze Mammartaschenanlage auskleiden. Das Verhalten der Cutis ist von Wichtigkeit: Sie bildet um die Anlage herum einen deutlich hervortretenden Wall *C. W.*. Das Gewebe der Lederhaut ist zu einer deutlichen Areolarzone *A.* differenzirt: die Gewebszüge derselben umgreifen die Taschenanlage, nach der Einschnürungsstelle derselben hin konvergirend. Es treten bereits vereinzelte Haaranlagen *h.* auf: einige auf halber Höhe des epidermoidalen Hügels, der die Anlage der Zitze vorstellt.

Die wichtigen Punkte, über welche dieses Stadium mich belehrte, waren:

1) Es ist eine typische Mammartasche angelegt.

2 Es besteht deutlich differenzirtes Areolargewebe.

3 Es ist eine Zitzenanlage vorhanden, bedingt durch den relativ stark erhobenen Cutiswall.

Ein älteres Thier — von 9 cm Länge — (die Haare waren fast vollständig entwickelt, zeigte folgendes Verhalten:

Makroskopisch erscheinen die Anlagen der Zitzen — denn als solche darf ich sie bezeichnen — als rundliche Hügel von 1 mm Querdurchmesser und ½ mm Höhe. Auf dem senkrechten Durchschnitte ist das Bild dieses Hügels wesentlich verschieden von dem vorhin beschriebenen. Der Hügel steigt steiler an; der Cutiswall springt stärker vor und demgemäß ist die centrale Einsenkung tiefer geworden. Die Mammartaschenanlage jedoch hat sich nicht vertieft: sie hat sich zugleich mit dem Hügel gehoben; ihr Boden liegt hoch über der umgebenden Haut. Die Milchdrüsensprossung hat begonnen (Fig. 11).

Die Hornschicht ist im Bereiche der centralen Vertiefung stark verdickt. Sie lagert auf einer MALPIGHI'schen Schicht, die auf der Zitze keine Haaranlagen entsendet. Dieselben beginnen an der Basis und sind dem Ende ihrer Entwicklung nahe. Die Form der Mammartaschenanlage bedarf einer genaueren Prüfung. Die oben geschilderte, an ein Trapez erinnernde Form ist gänzlich verschwunden; an ihre Stelle ist die einer flachen nach oben offenen Schale getreten. Die Oberfläche des Cutiswalls steigt von der umgebenden Fläche steil an; nachdem sie den höchsten Punkt erreicht, senkt sie sich sofort nach der Mitte zu, in den Boden der Mammartaschenanlage übergehend. Von diesem Boden, dem Drüsenfelde (*Dr.*), gehen die sprossenden Milchdrüsen ab. Das Areolargewebe umzieht, einem flachen nach oben konkaven Bogen gleichend, die Anlage der Mammartasche. Von allen Seiten treten, nach der centralen Vertiefung konvergirend, mächtige Blutgefäße (*Bl.*) hinzu. Diese Schilderung giebt in den wichtigen Zügen das Bild wieder, das aus der Untersuchung einer größeren Zahl von Hundeembryonen als durchaus charakteristisch für die Hundezitze resultirte. Die starke Erhebung des Cutiswalles, einhergehend mit einer Abflachung der Mammartaschenanlage, das sind die Kardinalpunkte, welche die Stellung der Hundezitze den anderen Ordnungen gegenüber bedingen. Eben diese Punkte ergeben sich, als vielen Carnivoren zukommend, und zwar in noch viel prägnanterer Weise als beim Hunde hervortretend durch ein Studium der embryonalen Katzenzitze.

Um der Behandlung des Stoffes willen bemerke ich, dass es nicht in meinem Plane liegt, die einzelnen Zustände aufzuzählen, die sich bei Embryonen von verschiedener Länge vorfinden; da ich mir an einer großen Anzahl von Katzenembryonen eine genaue Vorstellung von der Zitzenentwicklung erwerben konnte, so werde ich ein Bild dieser Entwicklung entwerfen, das jene Zitzenform scharf charakterisirt und sie in der Eigenthümlichkeit ihrer Bildung als typisch für die Carnivoren erscheinen lässt. — Schon bei relativ kleinen Embryonen findet sich ein Zustand, der den ausgebildeten direkt anbahnt. Die makroskopische Beobachtung kommt der mikroskopischen dabei in der Weise zu Hilfe, dass sie scharf die Punkte der Entwicklung hervorhebt, auf denen das Hauptgewicht ruht. Mit der Lupe betrachtet zeigt die Bauchfläche von Katzenembryonen von etwa 5 cm Länge jederseits vier oder fünf weißliche Erhebungen, die auf ihrer Spitze eine centrale Vertiefung tragen. Im Unterschiede von Hunden steigen die Erhebungen viel steiler an und haben einen kleineren Durchmesser; die centrale Vertiefung ist schwächer. Bei etwas älteren Thieren ist die centrale Vertiefung nur noch mit starker Lupe wahrnehmbar, der Hügel eher noch steiler, zeigt sonst aber keine Veränderungen; das Integument um die Erhebung herum zeigt keinerlei Differenzirungen. Bei Embryonen von 8—9 cm Länge ist von der centralen Grube durchaus nichts mehr vorhanden. Die Erhebung ist oben abgerundet und besitzt nahezu die Gestalt einer Halbkugel.

Verfolgt man diese Entwicklungsstadien mit dem Mikroskope, so ergeben sich ohne Weiteres die Faktoren, die die Erhebung, wie diejenigen, die die centrale Vertiefung bedingen. Die Erhebungen sind die Zitzenanlagen. Schnitte durch dieselben bei Embryonen von 5 cm Länge thun ihre Natur auf das deutlichste dar, so wie sie sofort erkennen lassen, dass die Einsenkung auf der Spitze der Mammartaschenanlage entspricht und dieser die Entstehung verdankt (Fig. 12). Die Zitzenanlage wird durch einen Hügel von rundlicher Oberfläche gebildet. Er ist geformt durch eine relativ mächtige Erhebung des Cutiswalles (*C. W.*). Die Mammartaschenanlage (*Ma.*) hat ungefähr die gleiche Gestalt, wie bei Hundeembryonen, die in ihrer Entwicklung weiter fortgeschritten sind. Sie wird durch eine mäßig gekrümmte nach oben konkave Linie begrenzt. Das Stratum Malpighii und seine Cylinderzellenschicht verhalten sich ganz wie beim Hunde. Auf der Zitze sind keine Haare angelegt. Aus der Tiefe steigen Binde-

gewebszüge herauf, mit dem Areolargewebe, welches in geringer Ausdehnung, aber wohl differenzirt der Mammartasche sich anlegt, in inniger Verbindung. Eine starke Entwicklung von Blutgefäßen (*Bl.*) ist gleichfalls zu verzeichnen. Die Mammartasche reicht abwärts bis zur halben Höhe der Zitze. Eine Vergleichung mit früheren Stadien beim Hunde weist darauf hin, dass die Anlage der Zitze ihre Entstehung verdankt: 1, der Erhebung des Cutiswalles, 2 einem Wachsthumsprocesse, der eine Abflachung der Mammartasche zur Folge hat. Unter dem Einfluss dieses Processes erhebt sich natürlich die unter dem Drüsenfeld gelegene Cutis.

Die weitere Entwicklung vollzieht sich nun in sehr einfacher Weise: Der Cutiswall erhebt sich noch mehr. Dessenungeachtet sinkt die Mammartasche nicht tiefer, sondern auch sie wird gehoben, und wird immer flacher; ihre untere Begrenzung nimmt die Form einer geraden Linie an. Die Sprossung der Milchdrüsen hat begonnen; sie durchsetzen das der Mammartasche bei ihrer Erhebung folgende Areolargewebe. Bei Embryonen von 8 cm Länge (Fig. 13) zieht das Stratum corneum ohne Veränderung über die Zitzenanlage fort; als Rest einer ehemaligen Vertiefung ist eine geringe Abflachung auf dem Gipfel zu erwähnen. Ohne Kenntnis der früheren Stadien würde die Mammartaschenanlage (*Ma.*) als solche nicht mehr zu erkennen sein. Die Vereinfachung der Verhältnisse, die die Reduktion der Mammartasche herbeiführt, macht sich in dem Bau der Zitze, namentlich in dem Verhalten des Areolargewebes (*A.*) geltend, das auf einen ganz kleinen Raum beschränkt ist. Bei der neugeborenen Katze (Fig. 14) ist der letzte Rest der Mammartaschenanlage verschwunden. Das Drüsenfeld, das in dem letzterwähnten Stadium eine ebene Fläche bildete, hat sich noch weiter erhoben und stellt nun den obersten Theil der Saugwarze dar. — Das Stratum Malpighii überkleidet das Corium der Zitze in gleichmäßiger Dicke. Die Milchdrüsen (*Gl.*) haben sich bereits reichlich verzweigt und sind unterhalb der Basis an der Grenze von Fettgewebe angelangt, welches hier reichlich entwickelt ist. An der Oberfläche besitzen die Drüsen eine deutliche Ausmündung.

Wenden wir nun die Ergebnisse dieses kurz geschilderten Entwicklungsprocesses an, um die Fragen zu beantworten: Wie steht es bei der erwachsenen Zitze mit Saugwarze, Mammartasche, Areola, Behaarung, Ausführgängen u. s. w.? Die Saugwarze ist entstanden wesentlich durch die Erhebung des Cutiswalles, sie ist also eine primäre Bildung. Ihr oberster Theil aber muss einer sekundären Pa-

pille homolog erscheinen, wenn man bedenkt, dass auf das Stadium einer Abflachung des Drüsenfeldes eine Erhebung desselben folgt, welche den Milchdrüsen zur Ausmündung auf der Spitze verhilft: freilich gleicht — wenigstens bei der Katze — diese Papille nicht ganz den bisher bekannten, weil sie in ihrer späten und geringen Entwicklung nicht zu derjenigen Lokalisation der Ausmündungsstellen führt und zu führen braucht, von der feststeht, dass sie sonst eine wichtige Aufgabe der sekundären Papillenbildung ist. Die Mammartasche geht gänzlich zu Grunde, kann also bei der erwachsenen Katze nicht erwartet werden. Von der mehr oder weniger völligen Reduktion derselben hängt, wie leicht ersichtlich, der Ausbildungsgrad der sekundären Papille ab. Würde sie bei der Katze ganz persistiren, und zwar bei der ursprünglich tiefen Lage des Drüsenfeldes, so würde der mächtig wachsende Cutiswall sich oben zusammenschließend als primäre Zitze die Funktion der sekundären übernehmen. Letztere würde somit gar nicht zur Entwicklung kommen. Dieser extreme Fall, den ich aus der Betrachtung der Carnivorenzitze abgeleitet habe, existirt in Wirklichkeit bei einer ganzen Ordnung der Säuger. Eben dieser Fall bestärkt mich auch in der Auffassung, die mich bei der Carnivorenzitze zwei gänzlich von einander verschiedene Arten der Erhebung erkennen lässt. Erhebungsweisen, deren jede für sich selbständig zur Zitzenbildung führen kann, die aber hier bei der Katze mit einander kombinirt sind.

Die zweite Erhebung, das heißt die des Drüsenfeldes, wird eingeleitet durch die Abflachung der Mammartasche. Diese Reduktion ist nicht etwa durch irgend welche Processe bedingt, welche ein zu Grunde-Gehen der Zellen herbeiführten: es wäre unnütz und falsch, solche Vorgänge anzunehmen, von denen sich keine Andeutung ergiebt. Die Beobachtung lehrt vielmehr, dass es sich nur um Wachsthumsprocesse handelt. Mit der Reduktion der Mammartasche geht diejenige der Areola Hand in Hand. Ihr Bereich ist auf der Höhe der Saugwarze zu suchen, auf der Fläche, wo die Ausführgänge münden. Es ist also gar nicht denkbar, dass an der Basis der Carnivorenzitze eine Areola zu finden sei. Gesetzt den Fall, dass die Mammartasche den Gang ihrer Reduktion nicht ganz durchläuft, sondern, während etwa ihr Boden sich in halber Zitzenhöhe befindet, persistirt, so muss die Areola einen weiteren Bereich umfassen, als in dem zuerst gedachten, bei der Katze realisirten Falle. Es kann dann auch zur Erhebung einer deutlichen sekundären Saugwarze kommen.

Die Verhältnisse der Behaarung endlich sind der Entwicklung der Zitze gemäß derartig, dass das Vorkommen von Haaren auf der Zitze nicht wunderbar erscheinen kann.

Ich hielt es für nothwendig die besprochene Zitzenform von den verschiedensten Seiten her zu beleuchten und ihre Entwicklung mit dem erwachsenen Zustande zu verknüpfen, weil dadurch die bei der Zitzenbildung obwaltende Gesetzmäßigkeit in ein klares Licht tritt, und weil von Neuem sich zeigt, dass dieser Process sich aus mehrfachen Faktoren zusammensetzt, die nur dann verständlich sind, wenn sie in minder kombinirten Zuständen erkannt wurden. Die Außerachtnahme dieser Faktoren lässt die Beurtheilung der Genese der Carnivorenzitze in einer eben so oberflächlichen als irrigen Weise geschehen, wie sie in der That ausgeübt wurde.

Das bisher auf dem Boden der Entwicklungsgeschichte für die ausgebildete Carnivorenzitze Gefolgerte soll nun an der Hand der Thatsachen geprüft werden. Indem ich einen morphologischen Überblick über die Carnivorenzitze gebe, bemerke ich im Voraus, dass sich aus meinen über fast alle Familien ausgedehnten Untersuchungen eine große Übereinstimmung innerhalb jener Ordnung ergab.

Die Zitze einer erwachsenen Katze stellt ein rundliches Gebilde dar, das nur durch seine Größenverhältnisse von der Zitze des neugeborenen Thieres differirt. Horizontalschnitte zeigen, dass die Zahl der Ausführgänge schwankt. Ich fand stets entweder fünf oder zwei, niemals eine andere Anzahl. Cirkuläre Fasern umhüllen die Ausführgänge; die Struktur hat wenig Bemerkenswerthes. Das Stratum corneum ist auf der Zitze stark verdickt. Um die Zitze herum ist eine haarlose Zone sichtbar. Man könnte glauben, dass eine Areola an der Basis vorhanden sei; der mikroskopische Befund, der auch hier, ja noch über der Basis der Zitze Haare nachweist, zeigt die Unrichtigkeit einer solchen Annahme. Diese bei den Carnivoren fast allgemein vorkommende scheinbare Areola hat einen sehr handgreiflichen Grund ihrer Existenz in der Anpassung an das Säugegeschäft. Durch diesen Faktor bildet sich unter dem Einfluss der Vererbung allmählich die Haarlosigkeit der Saugwarze und ihrer Umgebung, eine Erscheinung, die auch bei Nagern vorkommt und die zur Entstehung einer — man könnte sagen — sekundären Areola (»Pseudo-Areola«) führt, welche von der primären durch den Mangel einer weitergehenden Differenzirung des Integumentes unterschieden ist. — Von einer Mammartaschenbildung ist bei der erwachsenen Zitze natürlich keine Spur vorhanden.

An dem weiblichen Exemplare eines neugeborenen Löwen fand ich die Zitze von der Gestalt eines niederen Plateaus. Die ganze obere Fläche war Drüsenfeld: es mündeten hier kreisförmig gestellt fünf Drüsen aus. Ihre Verzweigungen bildeten Packete: jedes zu einer Drüse gehörige Packet war durch bindegewebige Züge von den benachbarten getrennt: diese Gewebszüge durchsetzen weiter abwärts ein Fettpolster und stehen mit tieferen Gewebstheilen in Konnex. Die Haare steigen bis zum Rande des Plateaus in die Höhe: keine Spur einer Areola ist an der Basis vorhanden, dessgleichen einer Mammartasche. — Durchaus ähnliche Verhältnisse fanden sich bei einem neugeborenen Parder: namentlich trat auch hier die Form des Plateaus auf: die Zahl der Ausführgänge ist fünf: Areola und Mammartasche fehlen. — Bei jungen Füchsen fand ich, dass die Mammartasche sich noch erhalten hatte. Auf der Höhe einer nach der Art der Katze gebauten Zitze ist eine Einsenkung, aus der sich eine Saugwarze erhebt. Die Haare reichen bis zum Rande der Einsenkung, fünf Ausführgänge münden auf der Höhe der Warze. Reichlich vorhandene Muskelzüge steigen in der Zitze empor.

Ein neugeborener Dachs zeigte dieses Verhalten: Die Zitze ist ein breiter und nicht sehr stark erhobener Hügel. Eine obere mittlere Fläche ist durch eine Furche schon makroskopisch von der übrigen Zitzenoberfläche gesondert. Auf diesem centralen Drüsenfelde münden fünf Drüsen aus. Das Feld ist frei von Haaren. An einigen Zitzen ist es zu einer von der übrigen Saugwarze durch eine Ringfurche deutlich abgesetzten sekundären Papille erhoben. Der erwachsene Dachs besitzt eine Zitze, die jener der Katze sehr ähnlich ist. Sie ist hoch, aber schmal und trägt auf ihrem höchsten Theile fünf Ausführöffnungen. Glatte Muskelzüge durchsetzen das Gewebe der Zitze. Eine Areola an der Basis ist nicht vorhanden. Bei dem neugeborenen Thiere kann man in der scharfen Umgrenzung des Drüsenfeldes die letzte Andeutung der reducirten Mammartasche erblicken: bei dem erwachsenen Thier ist kein Rest derselben vorhanden.

Mustela besitzt eine hohe stark entwickelte Zitze, die weder eine Areola an der Basis, noch eine Mammartasche besitzt, und durchaus nicht von dem bei den übrigen Carnivoren ausgeprägten Typus abweicht.

Nicht ganz so leicht zu deuten ist der Befund bei Nasua socialis, dem einzigen Vertreter der Ursidae, den ich untersuchte. Horizontalschnitte zeigen sieben Ausführgänge, welche dicht

an einander gelagert in der Zitze aufsteigen. Außerdem aber sind, auch auf ziemlich tief der Zitzenbasis nahe gelegten Schnitten, Lumina sichtbar, die ich Anfangs als durch ausgefallene Haare entstanden betrachtete. Da aber in keinem derselben sich ein Haar fand, so gab ich diese Ansicht auf, ohne eine neue an die Stelle setzen zu können. Freilich habe ich die Vermuthung, die ich aber nur als solche ausspreche, dass hier ein primitiver Zustand der Carnivorenzitze auftritt: die Areola ist nicht auf den höchsten Theil der Zitze beschränkt, sondern nimmt deren Oberfläche in ausgedehnterer Weise ein, wonach jene Lumina auf Drüsen zu beziehen wären. Diese Annahme würde, wenn sie sich bestätigte, sehr wohl mit demjenigen in Einklang stehen, was ich später in Betreff der Verknüpfung der Carnivorenzitze mit der anderer Säugethierordnungen anzuführen haben werde. Der Befund würde beim erwachsenen Thiere das beweisen, was auf Grund der Vergleichung embryonaler Stadien nachgewiesen ist.

Ohne hier auf die angedeuteten Beziehungen einzugehen, fasse ich noch einmal die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Carnivorenzitze folgenderweise zusammen:

1) Die Mammartasche tritt bei allen Carnivoren auf: bei vielen und gerade bei denen, die den Carnivorentypus am reinsten ausgeprägt zeigen, persistirt sie nicht bis zur Geburt: bei anderen erhält sie sich, wenn auch bisweilen nur andeutungsweise. Die Mammartasche wird reducirt: es bleibt aber ein sehr wichtiger Bestandtheil derselben bestehen, das ist ihr Cutiswall, der zum größten Theile die Zitze bildet.

2) Die Areola wird mit der Mammartasche bei vielen reducirt, bei einigen bleibt sie nach Maßgabe der Persistenz der Tasche bestehen; bei Nasua scheint sie es in ausgedehnterer Weise zu thun. Die Stelle der Areola ist niemals an der Basis der Zitze, sondern auf der Höhe derselben zu suchen.

3) Die Saugwarze ist eine primäre Bildung, in so fern sie durch den Cutiswall der Mammartasche geformt wird; eine sekundäre Papille tritt mehr oder weniger ausgebildet hinzu.

4) Die Zahl der Ausführgänge ist eine größere. Sie beträgt häufig fünf.

Ich komme zu der Gruppe der Ungulaten. Als Vertreter ihrer Unterabtheilungen kamen für mich in Betracht: von Wiederkäuern das Rind, von Perissodactylen das Pferd, von Pachydermen das Schwein.

Die Morphologie der Wiederkäuerzitze hat in der einschlägigen Litteratur bereits eine bedeutende Rolle gespielt: ich sehe ab von Schriften, wie die von Frank[1], Gurlt[2] u. A., die nur beiläufige Bemerkungen über die Anatomie der Rinderzitze bringen und verweise auf dasjenige, was ich in der Einleitung über die Arbeiten von His, Gegenbaur und Rein gesagt habe. His untersuchte genau die Entwicklung der Rinderzitze, Gegenbaur verwerthete seine Resultate zu weitergehenden Betrachtungen; Rein beschrieb die Entwicklung und zog daraus die Folgerungen, deren Gedankengang ich oben geprüft habe.

Meine Untersuchungen wurden durchweg an Rindsembryonen in allen Stadien der Entwicklung angestellt. Die Meinungsdifferenzen, zu denen der Entwicklungsgang Veranlassung gab, nöthigen mich, ihn genau zu berichten. Die jüngsten der untersuchten Embryonen (ich habe durchweg nur weibliche Exemplare verwerthet) besaßen eine Länge von 6 und von 7,5 cm. Linsenförmige Erhebungen in der Inguinalgegend deuten die Stellen an, wo der Milchdrüsenapparat sich zu entwickeln beginnt. Vertikalschnitte durch diese makroskopisch einheitlich erscheinenden Erhebungen, von denen auf jeder Seite eine vorhanden ist, zeigen, dass jede derselben zwei künftigen Zitzenanlagen entspricht (Fig. 15). Ich finde das durchaus typische Bild der Mammartaschenanlage (*Ma*). Ihre Gestalt ist die eines länglichen Kolbens: ihre Höhe übertrifft nur wenig die Breite. Die Hornschicht (*H.*) zieht nicht ohne wesentliche Veränderungen über die Anlage hin. Die Oberfläche des Stratums zeigt eine starke Einsenkung; Zellen desselben dringen tief in die Mammartaschenanlage, bis zu deren Mitte ein (*H.P.*). Das Stratum Malpighii ist noch nirgends anderweitig differenzirt; sein einziges Derivat stellt die Mammartaschenanlage vor. Auch hier ist die tiefste Cylinderzellenschicht (*C.*) wohl unterscheidbar. Das Gewebe der Cutis bildet den epidermoidalen Hügel, der die Mammartaschenanlage in seiner Mitte trägt; der diese umziehende Cutiswall (*C.W.*) ist in diesem Stadium noch nicht höher als bei einem Hundeembryo von 6 cm Länge. Der tiefste Punkt der Mammartaschenanlage (*Dr.*) liegt in gleichem Niveau mit der Basis des Hügels, der die erste Anlage der Zitze repräsentirt. Das Cutisgewebe ist in der Umgebung der Taschenanlage zum Areolar-

[1] L. Frank, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. 2. Aufl. Stuttgart 1883.

[2] Gurlt, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere. 5. Aufl. Berlin 1873.

gewebe A. differenzirt. Im Laufe der Entwicklung ändert sich die Form der Mammartaschenanlage. Bei Embryonen von 8 cm Länge hat sie die Gestalt einer kurzen Flasche angenommen. Bei einer Länge von 12 cm finde ich folgende Zustände: Die Mammartaschenanlage erscheint als ein langer Fortsatz der MALPIGHI'schen Schicht. In sich ist er durchaus einheitlich. Sein unteres Ende ist etwas weiter, als die obere Strecke. Die Hornschicht zeigt über der Anlage eine eigenthümliche Anordnung der Elemente. Es schiebt sich von dort aus ein Hornpfropf (zur Demonstration des Hornpfropfes dient Fig. 18: Rindsembryo von 22 cm Länge) in das Innere der Taschenanlage hinein. An derselben Stelle verdichtet sich das Stratum Malpighii, so dass die Eingangsöffnung der Taschenanlage eine trichterförmige Gestalt hat. Die Cutis bildet um die Mammartaschenanlage herum einen mächtigen Wall. Ihr Gewebe ist längs der Taschenanlage, aber nur in geringer Ausdehnung zum Areolargewebe differenzirt. Dieses Stadium ist aus dem vorigen entstanden, indem der Cutiswall sich mächtig erhob, und die Mammartaschenanlage ihre frühere Lage beibehielt. Der tiefste Punkt liegt auch hier in gleichem Niveau mit der Basis der nunmehr schon als ein bedeutender Hügel von kegelförmiger Gestalt erscheinenden, embryonalen Zitze. Makroskopisch sieht man auf der Spitze derselben eine Vertiefung (Fig. 16). Sowohl in diesem Stadium als besonders bei Embryonen von 15 und mehr cm Länge ist dasjenige Gebilde deutlich entwickelt, dem HUSS den Namen eines embryonalen Euters beilegte. — Es besteht in einer stark verdickten gemeinsamen Unterlage für die Zitzen. Im Innern dieses »Euters« nimmt man ein bedeutendes Fettpolster wahr, das mit Bindegewebszügen durchflochten ist. Mächtige Blutgefäße konvergiren auf die Zitzenanlage hin[1].

Bei Embryonen von 18 cm Länge treten überall Haaranlagen auf; sie fehlen auf der Zitzenoberfläche fast gänzlich: in älteren Stadien habe ich sie in Übereinstimmung mit HUSS auch dort reichlich gesehen. — Während sonst alle Verhältnisse dieselben geblieben sind, zeigt die Mammartaschenanlage eine Veränderung: *Es tritt in ihrem unteren Theile ein Lumen auf. Noch ist nichts von Milchdrüsenbildung wahrzunehmen.*

[1] Andeutungen eines solchen embryonalen Euters dürfen wohl in ähnlichen Gebilden, die z. B. bei Beutelthieren beobachtet wurden, gesehen werden. Ich erinnere daran, dass ich bei Halmaturus ein mächtiges Fettpolster beschrieb, das sich in dem künftigen Gebiete der Milchdrüse ausdehnt.

Embryonen von 19 cm Länge zeigen den ersten Beginn einer Milchdrüsensprossung. Der untere Theil der Mammartaschenanlage zeigt kleine Ausbuchtungen in größerer Anzahl. Bei Embryonen von 22 cm Länge sind jene kleinen Ausbuchtungen zu deutlichen Milchdrüsensprossen geworden (Fig. 17).

Es bietet sich, wie ich ganz ausdrücklich hervorhebe, folgendes Bild dar: Vom Boden der mit einem Lumen (*L.*) versehenen Mammartaschenanlage (*Ma.*) gehen mindestens fünf Milchdrüsensprossen (*G.*) zugleich ab. Ihre Richtung ist theils abwärts, theils seitlich, einige biegen nach oben um. Die größte Zahl von Sprossen, die ich gleichzeitig auf einem Schnitte traf, betrug fünf. Die Sprossen sind in derselben Weise in ein stark entwickeltes, nicht weit nach oben reichendes Areolargewebe (*A.*) eingebettet, wie ich es bei der Mehrzahl der untersuchten Embryonen anderer Säugethierordnungen beschrieben habe. Es erübrigt noch, zu betonen, dass der obere Theil der Mammartaschenanlage durchaus keine von einander differente Abschnitte erkennen ließ: das Stratum Malpighii erfüllte die Mammartaschenanlage ganz gleichförmig bis zu dem Lumen hinab, das bei älteren Embryonen eine größere Ausdehnung gewinnt. Ich fand es bei Embryonen von 35 cm Länge durch die ganze Taschenanlage hin ausgebreitet.

Der noch vorhandene Hornpfropf steckt nun in dem oberen Theile dieses Lumens. Der untere, am frühesten aufgetretene Theil erweitert sich stark zur Cisterne, in die die zahlreichen sich verzweigenden Milchdrüsen einmünden. Die Zitze hat nun ihre definitive Gestalt angenommen: ihre völlige Entfaltung zu dem Organ des erwachsenen Thieres wurde durch Huss verfolgt, auf den ich verweise. Die Zahl der Zitzen bei dem erwachsenen Thier beträgt häufiger vier, seltener sechs. Wenn sich sechs Zitzen finden, ist meistens das hinterste Paar abortiv.

Die embryonale Entwicklungsgeschichte, so wie die Vergleichung mit der Zitze der anderen Säugethiere, ergeben für die Wiederkäuerzitze folgende Charakteristika:

1) Die Saugwarze ist eine primäre Bildung: sie entsteht allein durch die Erhebung des Cutiswalles der Mammartasche.

2) Die Mammartasche persistirt bei den Wiederkäuern vollständig: ihr Innenraum wird zu dem Ausführungsgange, der die Zitze durchzieht.

3) Der sogenannte »Strichkanal« ist den ausführenden Apparaten anderer Säugethiere analog, aber nicht homolog.

1 Das Areolargewebe umhüllt den Boden der Mammartaschenanlage. Das Gebiet der Areola kann daher nur im Innern des Ausführganges gesucht werden.

Wenn ich von der Besprechung der Rinderzitze sogleich zu derjenigen der Pferdezitze übergehe, so sind es die Thatsachen, welche mich rechtfertigen werden.

Es war längst bekannt, dass die Pferdezitzen, deren sich jederseits eine in der Inguinalgegend findet, zwei Ausführgänge besitzen. Gegenbaur sprach im Jahre 1873[1] die Vermuthung aus, dass eine Pferdezitze zwei Rinderzitzen entspräche, d. h. dass die beiden Ausführgänge der Pferdezitze Strichkanälen des Rindes homolog seien. Seitdem hat sich nur Rein[2] mit dieser Frage beschäftigt; er ist der erste und einzige Forscher, der die Entwicklung der Pferdezitze untersuchte. Er giebt an, dass in jeder Zitze eine einzige, »primäre Anlage«, also eine Mammartaschenanlage sich befinde.

Es standen mir zwei Pferdeembryonen zur Verfügung; die Länge des einen betrug 13, die des anderen 15 cm. Ich schildere zunächst den Befund bei dem kleineren Embryo: Die mikroskopische Untersuchung der ovalen Erhebungen, die makroskopisch die Zitzenanlagen andeuteten, und auf deren jeder ich, in Übereinstimmung mit Rein, eine Vertiefung wahrnahm, führte zu folgenden Ergebnissen: Die Hornschicht überkleidet den Hügel und senkt sich auf seiner Mitte in eine in der Längsachse der Zitzenanlage befindliche ovale Grube ein. Das Stratum Malpighii entsendet hier zwei lange Gebilde, die auf den ersten Blick sich als zwei Mammartaschenanlagen herausstellen (Fig. 19). Ihr Verhalten stimmt bis in alle Einzelheiten hinein vollkommen mit der Mammartaschenanlage überein, die man bei Rindsembryonen von etwa 17 cm Länge trifft. Die Cylinderzellenschicht kleidet beide ganz aus. In ihren tieferen Theilen ist der Beginn der Bildung eines Lumens bemerkbar. Die Cutis ist an beiden zu Areolargewebe differenzirt, das auch zwischen den beiden Mammartaschenanlagen sichtbar ist. Hier schiebt sich der, den beiden Anlagen gemeinsame Cutiswall so nach oben vor, dass beide obere Öffnungen der Anlagen wohl von einander geschieden sind und nur die über ihnen lagernde Strecke des Stratums Malpighii als beiden gemeinsam betrachtet werden kann. Ich kann Rein's Beobachtungen in dieser Sache bestätigen, in so fern sie sich auf einen Abkömmling der Malpighi'schen Schicht beziehen, den

[1] Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. [2] l. c. pag. 685.

ich neben jeder Mammartaschenanlage auftreten sah. Rein erklärt diese Derivate des Stratum Malpighii für Talgdrüsenanlagen und erwähnt, dass beim erwachsenen Thiere sich neben jedem Ausführgange eine Talgdrüse finde; dagegen fand ich diese Gebilde bei Weitem nicht so groß als sie Rein für dasselbe Stadium der Entwicklung schildert und abbildet. — Ich acceptire jene Auffassung. Indessen ist dieser letzte Punkt nicht wesentlich im Verhältnis zu der Entscheidung darüber, ob das der Mammartaschenanlage des Rindes so außerordentlich ähnliche Gebilde wirklich derselben homolog ist. Diese Entscheidung wird entgültig geliefert durch die Untersuchung des Embryo von 15 cm Länge Fig. 20. Vertikalschnitte zeigen mit der größten Bestimmtheit, dass jede meiner »Mammartaschenanlagen« (*Ma.* an ihrem Boden mehrere Milchdrüsensprossen (*Gl.*) entstehen lässt.

Das Aussehen dieser Milchdrüsensprossung von dem Drüsenfeld aus gleicht durchaus dem Bilde, welches die Mammartaschenanlage des Rindes bei Embryonen von 22 cm Länge darbietet.

Das Lumen *l.*) hat sich nunmehr durch die ganze Mammartaschenanlage hindurch fortgebildet, und jede derselben hat eine eigene Ausmündung (*E.* an der Oberfläche erlangt. Damit ist auch jeder äußerliche Zusammenhang der beiden Anlagen gänzlich beseitigt.

Das Areolargewebe (*A.*) ist zwar nicht stark ausgeprägt, doch ist es immerhin differenzirt und umhüllt die Mammartaschenanlagen, die Drüsensprossen in sich aufnehmend. Die »Talgdrüsen« (*t.*) nahm ich auch hier an derselben Stelle wahr. Die Ausbildung eines kleinen Euters, so wie die Anordnung mächtiger Blutgefäße (*Bl.*) in der Nähe der Mammartaschenanlagen vervollständigen den Eindruck der völligen Übereinstimmung zwischen den Zuständen der Pferdezitze und der des Rindes.

Wenn nun also die enge Beziehung beider Zitzenbildungen zu einander über jeden Zweifel erhaben ist, so ist die Frage, wie ein solches Zusammentreten zweier Rinderzitzen zu denken sei, nicht leicht zu beantworten.

Der Weg, auf dem allmählich eine solche Konkrescenz entstanden gedacht werden kann, scheint mir schon durch die beim Rinde gegebenen Zustände angedeutet zu sein. Dort ist es das Euter, das eine gemeinsame Unterlage für alle Zitzen abgiebt: beim Pferde erstreckt sich dieser enge Zusammenhang zweier Zitzenbildungen unter einander auch auf den Cutiswall. Die Entscheidung dieser

Frage kann nur durch Untersuchung der bei anderen Perissodactylen bestehenden Zustände geliefert werden: es ist daher unnütz sich auf Hypothesen darüber einzulassen. Die Charakteristika der Pferdezitze fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1) Die Pferdezitze entspricht zwei primären Zitzenbildungen.

2) Die Mammartasche persistirt beim Pferde vollständig: ihr Innenraum wird zum Ausführungsgange.

3) Das Gebiet der Areola ist im Innern der Ausführungsgänge.

4) Die ausführenden Apparate der Pferdezitze sind denen anderer Säugethiere, welche die gleiche Zahl von Ausführwegen besitzen, analog, aber keineswegs homolog.

Ich lasse nun eine kurze Mittheilung bezüglich der Schweinezitzen folgen, bezüglich deren die Verhältnisse beim erwachsenen Thiere zu Meinungsverschiedenheiten Veranlassung gegeben haben. Astley-Cooper schrieb der Schweinezitze zwei Ausführgänge zu: Gegenbaur konstatirte in Übereinstimmung mit vielen Anderen einen Ausführgang; Rein schloss sich der Ansicht Cooper's an. Rein sagt, dass er niemals Schweine mit einem Ausführgange beobachtet habe und fügt hinzu: »Es müssen derartige Individuen mit nur einem Zitzengange ein bedeutendes Interesse in embryologischer Hinsicht darbieten.«

Ich untersuchte sowohl erwachsene Schweine, als Embryonen aus verschiedenen Entwicklungsperioden. Die jüngsten der letzteren hatten eine Länge von 6 cm. Auf Vertikalschnitten bot sich mir ein Bild der Mammartaschenanlage dar, das vollkommen mit dem bei Rinderembryonen von 6—8 cm Länge beschriebenen übereinstimmte (Fig. 21). Der Hügel, welcher dieselbe trug, war niedriger als beim Rinde; die Form der Mammartaschenanlage (*Ma.*) glich auch hier einem Kolben. Die Hornschicht (*H.*) formirte über der Anlage einen Pfropf (*H.P.*) von beträchtlicher Ausdehnung, der bis in die Mitte der Anlage hinabreichte. Das Stratum Malpighii zeigte das gewöhnliche Verhalten. Das Areolargewebe (*A.*) war sehr stark entwickelt und umzog in Gestalt einer breiten Zone die Mammartaschenanlage.

Rein sah bei Embryonen von 7,5 cm die ersten »sekundären Epithelanlagen«, d. h. in meinem Sinn Milchdrüsensprossen.

Bei Embryonen von 10 cm Länge konnte ich auch noch nicht eine Spur davon entdecken. Bei solchen von 12 cm Länge ist der Befund folgender: Die Hornschicht zeigt eine starke Einsenkung über der Mitte des Hügels, der die Zitzenanlage vorstellt. Dieser

Hügel wird gebildet durch den stark erhobenen Cutiswall der Mammartasche. Die Gestalt derselben ist noch wesentlich die frühere, aber ihre Ausdehnung in die Breite und namentlich in die Tiefe ist relativ viel geringer. Die tiefste mit Karmin sich stark färbende Schicht des Stratum Malpighii kleidet die Anlage aus. Während der Boden der letzteren in dem vorigen Stadium unter dem Niveau der umgebenden Haut lag, ist er jetzt bedeutend über dasselbe erhoben. Es zeigt sich nicht die geringste Andeutung einer Sprossung von Milchdrüsen.

Das Areolargewebe zeichnet sich auch in diesem Stadium durch seine bedeutende Entfaltung aus. Die ältesten untersuchten Embryonen zeigten bei einer Länge von 14.5 cm noch immer nicht den Beginn der Milchdrüsensprossung (Fig. 22), obwohl die Form der Zitze bereits große Ähnlichkeit mit der der erwachsenen hat. Bezüglich des Baues der ausgebildeten Zitze gelangte ich zu der Vorstellung, dass, wie die meisten früheren Autoren angaben, ein weiter und sehr kurzer Ausführgang vorhanden ist.

Wenn ich auch nicht die letzten Stadien der embryonalen Entwicklung verfolgen konnte, so erkannte ich durch die Vergleichung der untersuchten Stadien mit dem Befunde beim erwachsenen Thiere, dass der kurze und weite Ausführgang die Mammartasche darstellt, deren Anlage, da sie keine Ausdehnung in die Tiefe erreicht, auf den höchsten Theil der Zitze gelangt. Die Zahl der Milchdrüsen, welche in die Mammartaschen einmünden, ist gering, sie beträgt in der Regel zwei oder drei. An der ausgewachsenen Zitze kleidet die verdickte Hornschicht, welche die Saugwarze umhüllt, die ganze Mammartasche aus. Um die Zitze herum erstreckt sich eine haarlose, einer Areola ähnliche Zone. Dass sich keine dort befinden kann, geht aus dem Gesagten hervor. Aus meinen Beobachtungen über die Schweinezitze folgere ich:

1) Die Saugwarze des Schweines ist eine primäre Bildung, da sie dem Cutiswall der Mammartasche ihre Entstehung verdankt.

2) Die Mammartasche persistirt beim Schweine: ihr Innenraum wird zu dem kurzen Ausführgange.

3) Eine Areola kann an der Basis der Zitze nicht gesucht werden.

Ich füge hier einige Worte an über vereinzelte Beobachtungen, die ich an Vertretern einiger anderer Säugethierordnungen machte, obwohl mir die Ergebnisse derselben keine Aufschlüsse für die Vergleichung gewährten.

Zunächst erwähne ich, dass ich Gelegenheit hatte, die ausgewachsenen Zitzen zweier Vertreter der Edentaten, nämlich von Bradypus didactylus und Choloepus tridactylus zu untersuchen. Makroskopisch stellten sich die Zitzen beider Thiere als längliche Gebilde dar, die auf der Spitze mit einer weiten Öffnung versehen waren. Bei Bradypus fanden sich noch über der Zitzenbasis Haare; es war also keine Areola vorhanden; auch keine Andeutung einer Mammartasche wurde angetroffen. Ich konstatirte das Vorhandensein eines einzigen weiten Ausführganges. — Die Form der Choloepuszitze war die eines Kegels, dessen oberer Abschnitt stark verschmälert ist. Die Haare erreichten die Zitze nicht. Auch hier war nur ein Ausführgang vorhanden. Da ohne die Kenntnis der embryonalen Entwicklung an eine Verwerthung nicht zu denken ist, so gehe ich über zu einer anderen Ordnung, von der ich einen Vertreter untersuchte; es sind die Cetaceen. Es stand mir ein weiblicher Embryo von Delphinus globiceps, dessen Länge einen halben Meter betrug, zur Verfügung.

Die interessante Einrichtung des Milchdrüsenapparates der Cetaceen wurde von Rapp[1] zuerst beschrieben. Ich kann seine Angaben bestätigen. Die Lage der Milchdrüsen wird an der Körperoberfläche angedeutet durch zwei schwache rundliche Erhebungen, die unmittelbar neben der Vulva sich befinden. Auf jeder der Erhebungen erblickt man einen Spalt, dessen Richtung der Längsachse des Körpers entspricht. Er wird durch Hautfalten gebildet. Drängt man dieselben aus einander, so wird man der Zitze ansichtig, die durch eine kegelförmige Prominenz mit centraler Vertiefung gebildet wird. Schnitte durch die Zitze und senkrecht zur Richtung des Spaltes geben über den Bau dieses merkwürdigen Apparates Aufklärung (Fig. 23).

Von den Seiten her legen sich mächtige Hautfalten (*J.*) über die Zitze (*Z.*), die so ins Innere einer Tasche zu liegen kommt. Ein einziger weiter Ausführgang (*A. G.*) (Horizontalschnitte bestätigen diese Angabe) mündet auf der Spitze aus. Verfolgt man ihn abwärts, so nimmt man wahr, dass noch ganz nahe der Ausmündungsstelle bereits Drüsenläppchen (*Gl.*) in den Gang ausmünden. Derselbe nimmt immer mehr an Weite zu, die Zahl der Drüsenläppchen wächst ebenfalls. Schließlich geht der Ausführgang in einen weiten Raum, eine Art Cisterne (*Ci.*) über, in welche die

[1] Rapp, Cetaceen. Tübingen 1837.

Drüsengänge von allen Seiten her einmünden. Unter dem Drüsenkörper liegt ein quergestreifter Muskel (*Q.M.*). Er entsendet mächtige Bündel aufwärts, die sich zwischen den Drüsenkomplex und die Oberhaut einschieben. Die ganze Einrichtung erweist sich als angepasst an die Ernährung des Jungen, die bei den Cetaceen nothwendigerweise in anderer Weise, als bei der Mehrzahl der anderen Säuger zu Stande kommt. Der Mund des jungen Delphin ist nicht zum Saugen geeignet, da er einen langen Schnabel vorstellt. Die Einrichtung des Milchdrüsenapparates erweckt die Vorstellung, dass die Milch aus der Zitze dem Jungen in den Mund gespritzt wird. Dieses wird sehr wahrscheinlich gemacht einerseits durch die Gestalt der Zitze, andererseits durch das Vorhandensein eines Raumes, der als Reservoir für das Sekret der Drüse betrachtet werden darf, endlich durch die Lage des mächtigen Muskels, der die Drüsen überdeckt und dessen Aktion nothwendigerweise ein Auspressen der Milch zur Folge haben muss. Die Tasche, in welcher die Zitze verborgen ist, hat nicht die mindeste Ähnlichkeit mit einer Mammartasche, wie sie andere Säuger besitzen. Man mag sie so nennen, muss aber dabei im Auge behalten, dass es sich beim Delphin um eine accessorische Bildung handelt, die in Anpassung an das Leben im Wasser die Öffnung des Ausführganges vor dem Eindringen des umgebenden Mediums schützt.

Zu meinem Bedauern konnte ich, trotz lebhafter Bemühungen, keine Embryonen von Insectivoren erhalten. Die erwachsenen Thiere, über deren Zitzen mir keine früheren morphologischen Untersuchungen bekannt wurden, weichen recht beträchtlich von einander ab. Beim Maulwurf finden sich drei Paar Zitzen in der unteren Bauch- und der Inguinalgegend. Bei jüngeren weiblichen Individuen, die ich untersuchte, erschienen sie als kleine Erhebungen, die aus einer Vertiefung der Haut vorragten. — Die Zahl der Ausführgänge beträgt ein oder auch zwei. Sie beginnen oben mit einer trichterförmigen Erweiterung. Rein beschreibt dieses Verhalten bei einem Maulwurfembryo. Aus seiner Schilderung geht hervor, dass die Zitze sich im Innern einer Mammartasche bildet. Der Igel besitzt vier Paar Zitzen. Sie sind steile Kegel, an der Oberfläche mit Pigment versehen, das auch die Haut an der Basis der Zitze bedeckt. Ein Ausführgang durchbohrt die Zitze und mündet mit einer trichterförmigen Erweiterung aus, in die sich die Hornschicht eine kurze Strecke weit einsenkt. Die Wandungen des Ausführganges zeigen starke Faltungen, die obersten Drüsenläppchen

münden noch über der Basis der Zitze ein. Die Spitzmaus besitzt unzweifelhaft eine Mammartasche, welche als niedrige Umscheidung die Zitze umschließt. Die Grenze der Behaarung ist auf der Höhe des Taschenrandes. Die in der Zweizahl vorhandenen Ausführgänge münden in eine gemeinsame Vertiefung auf der Spitze ein. — Das Verhalten von Sorex erinnert an die Nager: eine Vergleichung ohne die Basis der Entwicklung würde in Betreff des Igels und Maulwurfs gewagt erscheinen.

Ich habe nun die Mittheilung meiner Untersuchungen beendet: die Ergebnisse derselben weisen noch auf zwei Aufgaben hin. Wenn ich im Laufe der Arbeit bisweilen den Bericht der Facta durch vergleichende Betrachtungen unterbrach, so erübrigt eine Betrachtung aller gewonnenen Ergebnisse und eine ausgedehntere Verwerthung derselben. Vorher aber muss ich die andere Aufgabe erledigen, die mit gleicher Nothwendigkeit, wie die vorhin angedeutete, aus dem Vorgeführten hervorgeht: Die Veranlassung zu dieser Arbeit wurde in der Einleitung betont: eine Kritik desjenigen Gedankenganges, durch welchen Rein die Frage nach der Zitzenbildung der Säugethiere endgültig erledigt zu haben glaubte, wurde den Beobachtungen vorausgeschickt. Im Laufe der Arbeit habe ich alle wichtigen Punkte der Rein'schen Behauptungen erwähnt. Der jedesmalige Ausfall der Untersuchung sprach deutlich genug aus, ob ich Rein beistimmen konnte oder nicht. Es ist daher die Frage berechtigt, ob es jetzt noch einer besonderen Kritik bedürfe. Die Kritik der Rein'schen Arbeit ist bereits durch die Ergebnisse meiner Untersuchungen geliefert worden. Es handelt sich jetzt also nur um die Hervorhebung der Hauptpunkte, in denen Rein's und meine Ansichten von einander abweichen. Als Disposition dieser Auseinandersetzung wähle ich folgende Eintheilung:

1) Die »primäre Epithelanlage«.
2) Die Bildung der Saugwarze.
3) Die »sekundären Epithelanlagen«.
4) Die Mammartasche.
5) Die Areola.

1) Die primäre Epithelanlage.

Mit dieser Bezeichnung belegt Rein dasjenige, was ich Mammartaschenanlage nenne. Ich acceptire für diese Auseinandersetzung den Rein'schen Ausdruck.

Rein hat das Verdienst, die primäre Anlage bei allen von ihm untersuchten Thieren konstatirt zu haben. Bei Primaten, Insectivoren, Carnivoren, Ungulaten, Nagern und Beutlern beschreibt er sie und bespricht a) ihre Bedeutung, b) ihr Schicksal.

ad a) Rein hält die »primäre Epithelanlage« für die erste Anlage der Milchdrüse oder vielmehr, wie er sich ausdrückt[1], für die Anlage des Epithels der künftigen Drüse. Ich habe nachgewiesen dass die primäre Anlage durchaus nichts mit einer Drüsenanlage zu thun hat. Die Beweise zählte ich gelegentlich der Beutler auf. Einen derselben, nämlich das konstante Vorkommen eines Hornpfropfes im Innern der Anlage unterstützt Rein auf jeder Seite durch neue Belege, obwohl er die Existenz dieses Pfropfes in einem ganz anderen Sinne deutet, als es nach meinen Ergebnissen geschehen muss. Ich hebe hier nur den prägnantesten aller Beweise gegen die Drüsennatur der Mammartaschenanlage hervor: es ist das Vorkommen nicht nur eines Lumens bei vielen Beutlern am Grunde der Anlage, sondern auch von vollständig entwickelten Haaren (Perameles Gunnii).

ad b) Das Schicksal der primären Anlage ist nach Rein stets, dass sie auf dem Wege der Hornmetamorphose zu Grunde geht[2]. Beim Kaninchen erwähnt er: »Die centralen Zellen beginnen stellenweise zu Grunde zu gehen und herauszufallen«; es vollzieht sich eine »energische regressive Metamorphose« der primären Epithelanlage; vom Menschen behauptet er wörtlich dasselbe. Bei den Wiederkäuern soll der obere Theil der primären Anlage auf dem Wege der Verhornung, der untere durch »fettige Metamorphose« zu Grunde gehen. — Dagegen muss ich Folgendes geltend machen:

Was das Thatsächliche der von Rein angenommenen Vorgänge betrifft, so leugne ich gewiss nicht die Existenz verhornter Zellen im Innern jener »primären Anlage«. Durch die Vergleichung mit den bei Beutlern bestehenden Zuständen ergiebt sich das Einragen des Hornpfropfes bei allen höheren Säugern als der Rest einer einst bis auf den Boden der Anlage reichenden Ausdehnung des Stratum corneum und bildet also ein wichtiges Argument für die integumentale Natur der »primären Anlage«. Rein hat also den Hornpfropf ganz unrichtig gedeutet.

Ferner aber muss ich auf das Wesen dieser Vorgänge einge-

[1] l. c. pag. 693.

[2] l. c. pag. 693.

hen. — Rein ist zur Annahme derselben verleitet worden durch Processe, die nach Schweigger-Seidel sich an der Glans penis des Menschen abspielen. Gelegentlich der Wiederkäuer bemerkt er: Bei der hornigen Metamorphose »entstehen Bilder, welche in etwas an die in den Cancroiden gelegenen koncentrischen Körper zum Theil aber auch an die Vorgänge erinnern, welche Schweigger-Seidel beschrieben hat«.

Abgesehen davon, dass es ganz unzulässig ist, solche Processe auf die Bildung eines Organs zu übertragen, ist Rein's Erklärung desshalb als eine halbe zu betrachten, weil er den Sitz dieser Processe in die Malpighi'sche Schicht verlegt. Wenn er nicht Processe annimmt, die sich im darunter liegenden Gewebe, in der Lederhaut abspielen, so kann er die Verkürzung des »Strichkanales« nicht erklären.

Die Existenz dieser so unpassend angeführten Vorgänge wird auch dadurch widerlegt, dass die Mammartasche in den einen Fällen persistirt, in anderen Fällen durch Wachsthumsvorgänge reducirt wird. — Auf Grund meiner Untersuchungen erkläre ich, dass Rein's *Behauptung, die »primäre Anlage gehe durch Hornmetamorphose zu Grunde«, unrichtig ist.* Da ich von der »primären Anlage« handle, kann ich nicht umhin, hier noch eine Angabe Rein's als irrthümlich zu erwähnen, eine Angabe, welche die Existenz einer einzigen »primären Anlage« beim Pferde behauptet. Dasjenige, was Rein auf der betreffenden Figur[1] als »primäre Anlage« bezeichnet, ist nichts Anderes, als das Stück der Malpighi'schen Schicht, das in diesem Stadium noch die beiden von mir als solche nachgewiesenen Mammartaschenanlagen überlagert. Das Pferd besitzt zwei »primäre Anlagen«.

2) Die Bildung der Saugwarze[2].

Rein ist der Erste, welcher die Bedeutung des Cutistheiles, der sich zum Gewebe der Saugwarze differenzirt, in der richtigen Weise gewürdigt hat. Er bezeichnet dasselbe, was ich »Areolargewebe« nenne, als »Warzenzone«. Er führt mit Recht aus, welche Wichtigkeit dieses Gewebe für die Bildung der Saugwarze besitzt. Auf die

[1] l. c. Taf. XXX Fig. 4.

[2] Ich bemerke ausdrücklich, dass ich in diesem ganzen Abschnitte den Ausdruck »primäre Anlage« anstatt Mammartaschenanlage durchführe.

Frage nach der Bildung der Saugwarze lautet seine Antwort[1]: »Die Warze oder die Zitze entsteht aus dem gewucherten und erhobenen Drüsenboden und tritt entweder sehr früh auf (Wiederkäuer, Schwein, Pferd) oder sie kann sich erst am Ende des Embryonallebens ausbilden (Mensch).« Mit diesem Satz begeht Rein eine Ungenauigkeit, die verhängnisvolle Folgen nach sich zieht. Denn was versteht er unter dem »erhobenen Drüsenboden«? — »Die der Stelle der primären Epithelanlage entsprechende Partie der Cutis (Drüsenfeldes).« Damit ist der von den früheren Autoren so scharf präcisirte Begriff: »Drüsenfeld« oder »Drüsenboden«, gänzlich verwischt. Rein hat, wie das bereits oben betont wurde, den fundamentalen Unterschied nicht beachtet, der dadurch gegeben ist, ob das »Drüsenfeld«, d. h. der Boden der »primären Anlage«, sich erhebt und zur Entstehung einer sekundären Papille führt, oder ob das Gewebe der umgebenden Cutis, der Cutiswall, sich erhebt und die Bildung der primären Zitze bedingt. Es giebt ja Formen, bei denen beide Vorgänge der Erhebung mit einander kombinirt auftreten, ich darf vermuthen, dass es die Betrachtung dieser Fälle war, welche Rein zu der ungenauen Auffassung verleitete. Durch diese seine Missdeutung aber hat er den Boden selbst unterwühlt, auf dem er sein Gebäude aufführte, er hat damit dem wichtigsten Argumente, das er gegen die »Gegenbaur'sche Lehre« vorbrachte, die letzte Stütze entzogen. — Das Argument bestand in dem angeblich geführten Beweise, dass die *Zitze des Rindes der Papille des Menschen homolog sei.* Die drei Etappen seiner Beweisführung waren:

1) Die Zitze des Rindes entsteht durch eine Erhebung des »Drüsenbodens« — wie beim Menschen.

2) Von der primären Anlage geht beim Rinde nur eine, beim Menschen dagegen mehrere Sprossen ab.

3) Die primäre Anlage geht zu Grunde, wie beim Menschen: die einzige Sprosse wird Ausführgang.

Der erste Satz ist durch Rein's völliges Missverstehen des Begriffes »Drüsenboden« zwar erklärlich, aber auch gänzlich hinfällig geworden. Fasst man ihn in der strengen Bedeutung des Wortes auf, so ist er einfach falsch — denn beim Rinde erhebt sich das Drüsenfeld nicht, weil die primäre Anlage nicht zu Grunde geht. Die Entstehung der einzigen Knospe ist widerlegt durch meine Beobachtung, wonach beim Beginn der Sprossung sogleich eine größere

[1] l. c. pag. 693.

Anzahl entsteht (vgl. Fig. 16 und 17). — Die Betrachtung der »primären Anlage« hat den dritten Punkt längst als unhaltbar bewiesen. — So fällt der wichtigste Einwand Rein's gegen die Gegenbaur'sche Anschauung. Er ist bereits widerlegt.

3) Die »sekundären Epithelanlagen«.

Rein bezeichnet damit die Sprossen der Milchdrüsen. — Er stellt den Satz auf, dass sie in derselben Zahl von der »primären Anlage« abgehen, als beim Erwachsenen Drüsenausführgänge vorhanden sind. Dieser Satz trifft bei jenen Thieren zu, bei denen die »primäre Anlage« reducirt wird, nicht aber bei denen, wo sie persistirt. Indem Rein den Satz auch bei den letzteren durchzuführen sucht, geräth er geradezu in Irrthümer, ganz abgesehen von den bereits erörterten, gewaltsamen Erklärungsversuchen einer zu Grunde gehenden primären Anlage. Die Thiere, um die es sich handelt, sind: a) Rind, b) Pferd, c) Schwein.

ad a) Rind. Er sucht zu beweisen, dass eine einzige Sprosse entsteht, die nachher zu dem Ausführgang wird. Sobald die Sprossung beim Rinde beginnt, entsteht vom unteren Theile der »primären Anlage« eine größere Anzahl von Milchdrüsensprossen (Fig. 17!). Diese festbewiesene Thatsache widerlegt Rein's Behauptung gänzlich. Außerdem hat er eine »einzige Sprosse« beim Rinde überhaupt nicht gesehen; beim Schafe bildet er als solche einen etwas abgeschnürten, in nichts besonders differenzirten Theil der primären Anlage ab.

ad b Pferd. Ich konnte schon oben Rein den Vorwurf der Ungenauigkeit nicht ersparen, da er beim Pferde in einem nicht besonders differenzirten Stücke des Stratum Malpighii die »einzige primäre Anlage« zu sehen glaubte. Nun behauptet er sogar, dass von dieser supponirten primären Anlage zwei Sprossen abgingen. Und doch steht ganz unzweifelhaft fest und hätte es nur einer oberflächlichen Prüfung bedurft, um es zu erkennen, dass diese beiden Knospen dem Ausführgange der Rinder-Zitze homolog sind, somit selbst zwei »primäre Anlagen« vorstellen (Fig. 20).

Damit ist der »gute Prüfstein auf die Richtigkeit« der Rein'schen Anschauung, »den die Thiere mit zwei Ausführgängen bieten«, in nichts versunken. Rein führt aus, wie die Pferde-Zitze nach der Gegenbaur'schen Hypothese beschaffen sein müsste, und in der That verhält sie sich gerade so.

ad c) Schwein. Rein's Angaben über die Sprossung beim Schwein kann ich nicht bestätigen. Bei einem Embryo von 7.5 cm Länge sah er eine »unzweifelhaft sekundäre Epithelanlage«, indess ich bei Embryonen von 14 cm Länge auch noch nicht eine Spur der Milchdrüsensprossung entdecken konnte (Fig. 22). Er behauptet ferner, dass die beiden entstehenden Sprossen nach dem Untergang der »primären Anlage« zu den Ausführgängen der Zitze werden, und doch persistirt ja, wie ich gezeigt habe, die »primäre Anlage« in Form eines kurzen sehr weiten Ausführganges.

4) Areola.

Rein glaubt, dass dem Begriffe der Areola keine morphologische Bedeutung zukomme. Er leugnet, dass ein Charakteristikum für dieselbe sich aufstellen lasse. Weder Haarlosigkeit, noch der Besitz von Talgdrüsen, noch Pigmentirung seien stets im Bereich derselben vorhanden.

a) Rein's Äußerungen über die Lage der Areola sind desshalb um so weniger verständlich, als er ja die Beziehungen der »Warzenzone« (in meinem Sinne: »Areolargewebe«) zur Saugwarzenbildung richtig erkannte, er begiebt sich also des aus jener Erkenntnis entspringenden diagnostischen Vortheils. Wie ich bei allen von mir untersuchten Thieren durchgeführt habe, entspricht die Lage des embryonalen Areolargewebes der Lage der Areola beim erwachsenen Thiere. Damit ist die feste morphologische Bedeutung der Areola gegeben, welche von Rein geleugnet wird. Die Beobachtung hätte ihm zeigen sollen, dass beim Rinde das Areolargewebe sich als koncentrische Zone um den tiefsten Theil der »primären Anlage« herum anlegt (Fig. 16, 17) und das Verständnis der funktionellen Bedeutung des Areolargewebes hätte ihn davon abhalten sollen, den Satz niederzuschreiben, dass, wenn die Areola der Innenfläche des »Strichkanales« entspräche, man dort Talgdrüsen und Haare finden müsste[1].

5) Die Mammartasche.

Rein sagt, dass »der Mangel einer genauen mikroskopischen Untersuchung der Milchdrüse von Echidna jede Möglichkeit, genaue Diskussionen darüber zu führen, ob der Cutiswall des Menschen

[1] l. c. pag. 690.

den Rändern der Tasche von Echidna entspricht«, zur Zeit ausschließe. Owen giebt aber eine so genaue Schilderung der Tasche, dass eine mikroskopische Untersuchung für die Vergleichung des erwachsenen Organs mit Zitzenbildungen, nichts Neues ergeben könnte. Die Arbeiten Morgan's citirt Rein allerdings, doch zeigt seine Anschauungsweise, wie wenig er die Mittheilungen jenes berücksichtigte: Wie könnte er sonst behaupten, dass die Mammartasche von Halmaturus eine sekundäre Bildung sei; dass neben der »primären Anlage« (die ja doch selbst die Mammartaschenanlage ist!) sich »aus den benachbarten Theilen der Haut« ein Apparat »in Form besonderer von der Malpighi'schen Schicht ausgehender Sprossen entwickelt«, eine Tasche, die weder mit der primären Epithelanlage noch mit dem Cutiswall der Drüse (!!) etwas zu thun hat. Was ich mir unter einem »Cutiswall der Drüse« denken soll, weiß ich in der That nicht.

Die Einwände, welche gegen die Gegenbaur'sche Auffassung erhoben wurden, können jetzt als widerlegt gelten; wenn es noch eines Beweises für ihre Richtigkeit bedürfte, so würde derselbe in dem Umstande zu sehen sein, dass die Gegenbaur'schen Anschauungen bei fortschreitender Kenntnis der Zitzenformen auch auf die bisher nicht einem Typus zugerechneten Abtheilungen Anwendung finden konnten. Indem ich mich auf die oben mitgetheilten Thatsachen beziehe, will ich versuchen, die bisher erkannten Zitzenformen so in Gruppen zu sondern, wie es die fixen Punkte der Vergleichung fordern. Es ergeben sich da mehrere Reihen, die durch die Mammalia sich aufwärts verfolgen lassen und sämmtlich ihren Ursprung bei den Marsupialien haben. Für alle aber existirt ein gemeinsamer Ausgangspunkt, ein Zustand völliger Indifferenz: — es ist, wie ich mehrfach gezeigt habe, die Mammartasche von Echidna. Ein noch einfacherer Zustand scheint bei Ornithorhynchus durch den Mangel irgend welcher Erhebung auf dem nur durch geringe Behaarung ausgezeichneten Drüsenfelde gegeben zu sein; indessen bedarf es der Entscheidung, ob dieser Zustand ein ursprünglicher ist, oder aus der Reduktion der Mammartasche hervorging. Der Tasche von Echidna liegen zwei Funktionen ob: erstens die des Tragens und Schützens des unreifgeborenen Embryo, zweitens die nutritorische, durch eine lokale Differenzirung von Hautdrüsen ermöglichte Funktion[1]. Indem bei

[1] Für die engen Beziehungen, die zwischen den Anlagen der Milch- und

den Beutlern das Marsupium die erste Funktion gemeinsam für eine größere Zahl der Taschen übernimmt, wird diesen die einseitige Ausbildung der nutritorischen Funktion ermöglicht. Damit ist die Differenzirung der Tasche in eine »Zitze« angebahnt. Da es gleichgültig ist, welche Art der Umformung der Tasche zur Saugwarze zuerst besprochen wird, greife ich den am längsten bekannten Typus dieser Metamorphose heraus. Bei einigen Beutlern ist die Zitze im fertigen Zustande, d. h. während der Lactationsperiode ein erhobenes Drüsenfeld. Vor der völligen Erhebung desselben fungirte die Tasche als Scheide der Zitze. Der den Rand der Tasche bildende Cutiswall ist niedrig, und wirkt bei der Bildung der Zitze nicht mit. Die Zitze erhebt sich in der Mitte einer Areola. Dieser Typus ist durch die Halbaffen und Affen bis zum Menschen zu verfolgen Taf. XVII *I*. Vermittelnde Zustände lassen diese Reihe als eine kontinuirliche erscheinen. Zustände der Indifferenz werden innerhalb derselben different. Neues wird erworben in Anpassung an die Ernährungsverhältnisse des Jungen, bis der Endpunkt der Reihe im Menschen erreicht ist. Die spätere Entstehung der Saugwarze, welcher ein Stadium der Abflachung des Drüsenfeldes vorangeht, weist auf einen innerhalb der Reihe erworbenen Zustand hin, während der in früheren Perioden des embryonalen Lebens bestehende Cutiswall an die Tasche von Echidna erinnert.

Eine zweite Reihe Taf. XVII *II*) geht von Zuständen aus, die bei Beutlern eine weite Verbreitung besitzen. Die bis zum Eintritt der Lactationsperiode als Zitzenscheide fungirende Mammartasche erhält sich in dieser Form bei den Muriden[1]. Da in dieser Reihe der centrale Theil des Taschenimnern sich zur Zitze erhebt, ist eine Annäherung an den ersten Typus nicht zu verkennen, wie denn auch beide in ihren Wurzeln mit einander zusammenhängen. Doch trennt sie von einander die bei den Muriden ausgeprägte Rolle des Cutiswalles, der in die Bildung der fertigen Zitze mit einbezogen wird. Bei den Muriden veranlasst die Reduktion der Drüsen, die auf einer Warze münden, wie die Rückbildung der Areola Komplikationen.

Eine dritte Reihe Taf. XVII *III*) verwerthet die in der

denen der übrigen Hautdrüsen existiren, legen meine Befunde bei Perameles einen neuen Beweis ab.

[1] So wie bei einigen anderen Familien der Nager (s. o. I).

zweiten angedeutete Rolle des Cutiswalles als Zitzenbildner in ausgedehnter Weise. So entsteht eine embryonale Zitze. Die Existenz einer solchen Form wies ich bei gewissen Beutlern nach, z. B. Phalangista vulpina. Sie ist fortgesetzt bei den Carnivoren. Die Zitze ist primär, d. h. durch den Cutiswall gebildet; auf ihrem Gipfel erhebt sich eine sekundäre Papille, die einer Erhebung des Drüsenfeldes, einhergehend mit der Reduktion der Mammartasche, ihr Dasein verdankt. Die Areola ist auf der Höhe der Saugwarze zu suchen. Die Verbindung mit dem vorigen Typus ist kontinuirlich. Formen, bei denen die Reduktion der Mammartasche relativ früh aufhört, wo eine wohl ausgebildete sekundäre Papille entsteht, bieten die Anknüpfungspunkte an die erst besprochenen Reihen dar. Die Areola beherrscht im fertigen Zustande den größten Theil der Zitzenoberfläche[1]. Beutler und Carnivoren liefern Beispiele für dies primitive Verhalten. Mit der stärkeren Erhebung des Cutiswalles tritt die sekundäre Papille immer mehr zurück; es ist dann nicht mehr zu entscheiden ob die Erhebung des Drüsenfeldes das Stadium der Abflachung — das im I. Typus auftrat — noch überschreitet. Eine Pseudo-Areola umzieht die Warze.

Die Zahl der Ausführgänge ist wechselnd. Das Gebiet ihrer Mündungen ist minder scharf lokalisirt, als in der ersten Reihe. Alle Stadien der Reduktion der Mammartasche sind bei den Carnivoren konstatirt.

Eine vierte Reihe (Taf. XVII *IV*) führt die Persistenz der Mammartasche durch. Ihr Innenraum wird Ausführgang, die Zitze ist primär: ausschließlich durch den Cutiswall gebildet. So reiht sich dieser Typus an die ursprünglichsten Zustände. Das Zwischenstadium bei den Marsupialien wird durch den einen der Zustände, die Halmaturus zeigt, repräsentirt[2]. Die Areola liegt im Innern des »Strichkanales«, das Drüsenfeld an seinem Boden. Eine Pseudo-Areola tritt auf. Dieser Typus herrscht innerhalb der Wiederkäuer; er tritt ferner auf beim Schwein, wo nur eine Reduktion der Mammartasche zu verzeichnen ist; endlich wurde er endgültig konstatirt für das Pferd.

Die nahe Beziehung dieser Reihe zu der vorigen ist leicht ersichtlich. Als vermittelnder Zustand ist die Zitze des Schweines aufzufassen. Das völlige Bestehenbleiben der Mammartasche bedingt

---

[1] Ich erinnere an den Befund bei Nasua socialis.

[2] Vgl. Gegenbaur, Jen. Zeitschr. Bd. VII. 1873.

die Selbständigkeit dieser vierten Reihe. Die zeitweilige Persistenz innerhalb der zweiten Reihe ermöglicht eine Verknüpfung auch dieser mit dem vorliegenden Typus. Mit dem ersten Typus sind nur in früheren embryonalen Stadien Beziehungen vorhanden. Im fertigen Zustande sind der I. und IV. Typus extreme Bildungen.

Mag die Zukunft durch die Einordnung der noch nicht erkannten Zitzenformen diese Reihen modificiren, mögen neue hinzugefügt, neue Verknüpfungen aufgedeckt werden: so viel geht indessen aus dieser kurzen Betrachtung hervor, dass die Morphologie der Zitzen keine eintönige Wiederholung eines und desselben Grundplanes, keine Nebeneinanderstellung mannigfacher Formen ohne inneren Konnex, keine willkürliche Zusammenstellung extremer Bildungen ist. Sie ist ein harmonisches Ganze. Die Differenzirung einer Urform lässt Reihen hervorgehen, die, in sich abgeschlossen, unter einander eng verknüpft sind. So vermittelt eine Form die andere, so leitet die eine über zu der anderen, bis extreme Bildungen durch eine kontinuirliche Reihe von Gestalten, die alle einander ähnlich sind, ohne dass eine der anderen gliche, mit einander verknüpft und ausgesöhnt sind.

Diese Untersuchungen wurden in dem anatomischen Institute zu Heidelberg im Sommer 1883 unternommen. Die Präparate werden dort aufbewahrt und stehen Jedem zur Einsicht offen. Das Material wurde mir in freigebiger Weise von Herrn Geheimrath Gegenbaur zur Verfügung gestellt. Ich wage es an dieser Stelle dem innigen Danke, den ich ihm innerlich schulde, durch Worte einen schwachen Ausdruck zu verleihen.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gemeinsam gelten folgende Bezeichnungen.

H. Stratum corneum.
S.M. Stratum Malpighii.
H.P. Hornpfropf.
C. Cylinderzellenschicht des Stratum Malpighii.
Ma. Mammartaschenanlage.
C.W. Cutiswall.
Dr. Drüsenfeld.
A. Areolargewebe.
Gl. Milchdrüsenanlage.
f. Fettgewebe.
b. Bindegewebe.
h. Haaranlage.
t. Talgdrüsenanlage.

Tafel XIII—XVI.

Fig. 1. Embryo von Halmaturus ♀ (9,8 cm). Vertikalschnitt durch die Mammartaschenanlage, die in ihrer natürlichen Lagerung dargestellt ist. a, a_2 sind Abkömmlinge des Stratum Malpighii (über ihre Natur siehe den Text), die sich (a_1) in die Anlage hinein fortsetzen. Vergrößerung 40/1 .

Fig. 2. Embryo von Phalangista vulpina ♀ (9,5 cm). Vertikalschnitt durch die Mammartaschenanlage; natürliche Lagerung. *h.* Haaranlagen, in ihrer Entwicklung weit vorgeschritten. *a.* Abkömmlinge des Stratum Malpighii, denen bei Halmaturus entsprechend. *C.W.* Cutiswall, stark erhoben. *H.P.* Hornpfropf, stark ausgeprägt, ragt in das Lumen (*l.*) der Mammartaschenanlage (*Ma.*). Die aufsteigenden Faserzüge (*z.*) des Areolargewebes (*A.*) nehmen den Cutiswall in Beschlag. Vergr. 40/1.

Fig. 3. Embryo von Perameles Gunnii ♀ (5,6 cm). Vertikalschnitt durch die Mammartaschenanlage (*Ma.*). *z.* aufsteigende Fasern des Areolargewebes (*A.*) die sich nach oben hin weit ausdehnen. *B.* Ausbuchtungen der Mammartaschenanlage. Vergr. 40/1.

Fig. 4. Embryo von Perameles Gunnii ♀ (8,6 cm). Vertikalschnitt durch die Mammartaschenanlage. Die gewöhnlichen Abkömmlinge (a, a_1) des Stratum Malpighii setzen sich in die *Ma.* fort (a_2, a_3).

Der Cutiswall (*C. W.*) schwach erhoben. *z.* aufsteigende Züge des Areolargewebes (*A.*). *l.* Lumen der *Ma.* *h!* Haar auf dem Boden der *Ma.* *t!* Talgdrüse. Vergr. 40/1.

Fig. 5. Derselbe. Horizontalschnitt durch den obersten Theil der Mammartaschenanlage (*Ma.*) a, a_1 wie auf Fig. 4. *h.* Haaranlage. *t.* Talgdrüse. Das Bild zeigt den unmittelbaren Übertritt der Integumentalgebilde in die *Ma.* Vergr. 40/1.

Fig. 6. Dessgleichen. Horizontalschnitt durch den mittleren Theil der *Ma.* Alle Bezeichnungen wie auf Fig. 5. a_2, a_3 siehe Fig. 4 Erklärung. Vergr. 40/1.

Fig. 7. Dessgleichen. Horizontalschnitt unterhalb des Bodens der *Ma.* geführt. Der Schnitt zeigt die an dieser Stelle sprossenden Haare. Vergr. 40/1.

Fig. 8. Embryo von Mus rattus (3 cm). Vertikalschnitt (frontal) durch die Anlage des Milchdrüsenapparates. Das Verhalten der Cylinderzellenschicht (*C.*), des Stratum Malp. (*S.M.*) so wie des Areolargewebes (*A.* zeigen, dass der obere Theil des auf dem Schnitte sichtbaren flaschenförmigen Gebildes der *Ma.*, angehört, während der untere Theil (*Gl.*) die bei der Ratte in der Einzahl sich anlegende Drüse ist. Vergr. 100/1.

Fig. 9. Embryo von Mus rattus ♀ (4,5 cm). Vertikalschnitt (frontal) durch die Anlage des Milchdrüsenapparates. *P.* Sekundäre Papille vom Boden der *Ma.* sich erhebend. Vergr. 100/1.

Fig. 10. Embryo von Canis fam. ♀ (6 cm). Verticalschnitt durch die Anlage des Milchdrüsenapparates. Der *C. W.* stark erhoben. Alle Bezeichnungen wie gewöhnlich. Vergr. 100/1.

Fig. 11. Embryo von Canis fam. ♀ (9 cm). Vertikalschnitt durch die Anlage des Milchdrüsenapparates. Der *C. W.* formt eine embryonale Zitze. Die *Ma.* ist abgeflacht. *Bl.* Blutgefäß. Vergr. 40/1.

Fig. 12. Embryo von Felis dom. ♀ (5 cm). Vertikalschnitt durch die embryonale Zitze. *C. W.* und *Dr.* erhoben. Vergr. 40/1.

Fig. 13. Embryo von Felis dom. ♀ (8 cm). Vertikalschnitt durch die weiter entwickelte embryonale Zitze. Das Bild ist typisch für die Zitzenbildung der Carnivoren. *Bl.* Blutgefäß. Vergr. 40/1.

Fig. 14. Felis dom. neon. ♀. Vertikalschnitt durch die Zitze. Mammartasche völlig reducirt. Auf dem Schnitte sind zwei Ausführgänge (*Gl.*) getroffen. Vergr. 25/1.

Fig. 15. Embryo von Bos taurus ♀ (6 cm). Der *H.P.* reicht bis in die Mitte der *Ma.* abwärts. Der tiefste Punkt der *Ma.* (*Dr.*) liegt in gleichem Niveau mit der Basis der embryonalen Zitze. Vergr. 40/1.

Fig. 16. Embryo von Bos taurus ♀ (15 cm). Die *H.* entsendet einen starken *H.P.* Der mächtig erhobene *C. W.* formt die embryonale Zitze. Die *Ma.* ist durchaus einheitlich. Ihr tiefster Punkt *Dr.* liegt in gleichem Niveau mit der Zitzenbasis. *Bl.* Blutgefäß. Vergr. 40/1.

Fig. 17. Embryo von Bos taurus ♀ (22 cm). Von dem mit Lumen (*l.*) versehenen unteren Theile der *Ma.* gehen gleichzeitig mehrere Sprossen (*Gl.*) ab. Vergr. 25/1.

Fig. 18. Embryo von Bos taurus ♀ (22 cm). Der Hornpfropf (*H.P.*). Vergr. 100/1.

Fig. 19. Embryo von Equus caballus ♀ (13 cm). Horizontalschnitt durch die embryonale Zitze (im mittleren Theile). *Ma.Ma.* Die beiden Mammartaschenanlagen, jede von Areolargewebszügen (*A*) umgeben. *Bl.* Blutgefäß. Vergr. 25/1.

Fig. 20. Embryo von Equus caballus ♀ (15 cm). Vertikalschnitt durch die Zitze. Von den beiden Mammartaschenanlagen (*Ma.*) ist nur die eine in ganzer Länge getroffen. Sie gleicht durchaus der einzigen Anlage beim Rinde. Die Homologie mit jener wird bewiesen durch die, auf diesem Schnitte sichtbare mehrfache Sprossung von Milchdrüsen (*Gl.*) am Boden der *Ma.* *t.* Anlage einer großen Talgdrüse, über welche siehe den Text. Das Areolargewebe (*A.*) umgiebt den unteren Theil der *Ma.* *E.* Die Ausmündung des einen Ausführganges. Vergr. 25/1.

Fig. 21. Embryo von Sus scrofa ♀ (6 cm). Vertikalschnitt durch die Mammartaschenanlage. Das Bild ähnelt sehr der Fig. 16, jedoch ist der epidermoidale Hügel niedriger. *H.P.* stark ausgebildet. Vergrößerung 40/1.

Fig. 22. Embryo von Sus scrofa ♀ (14 cm). Vertikalschnitt durch die embryonale Zitze, die durch den sich erhebenden *C.W.* gebildet wird. Die Mammartaschenanlage hat sich erhoben. *A.* deutlich ausgeprägt. Die Milchdrüsensprossung hat noch nicht begonnen. Vergr. 40/1.

Fig. 23. Embryo von Delphinus globiceps ($^1/_2$ Meter). Frontalschnitt durch den Milchdrüsenapparat. *J.* Hautfalten legen sich über *Z.* Zitze. *A.G.* Ausführgang. *Gl.* Drüsenläppchen. *Q.M.* Quergestreifter Muskel. *Ci.* Cisterne. Der ganze Apparat ist ein beträchtlich modificirter und für sich allein zu betrachtender. Vergr. 15/1.

Tafel XVII.

Schematische Darstellung der Zitzenbildung bei verschiedenen Säugethierordnungen. Die Bezeichnungen sind den für die übrigen Tafeln angegebenen gemäß.

Fig 1

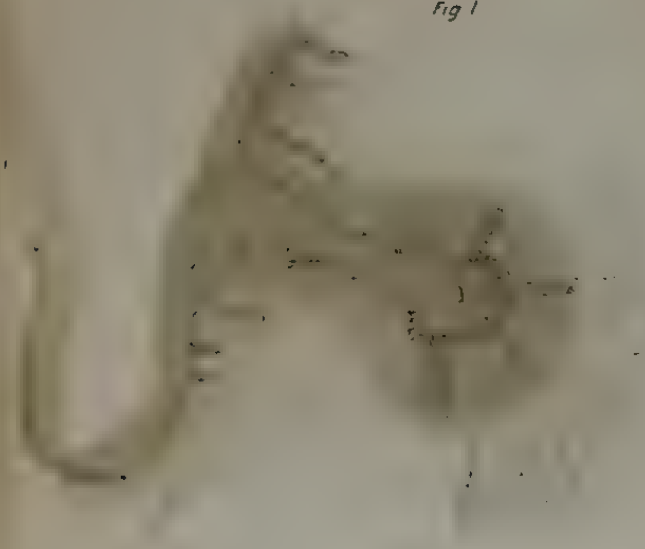


Fig 3

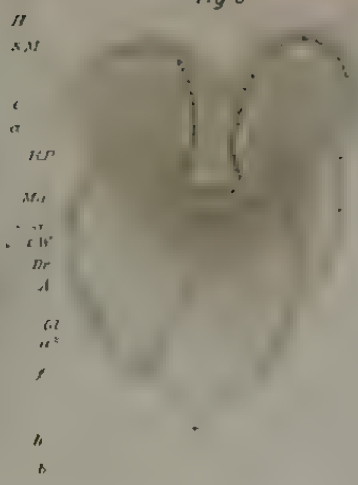


Fig 2

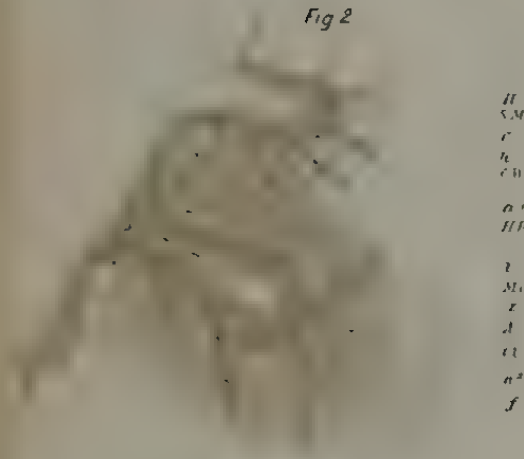


Fig 4

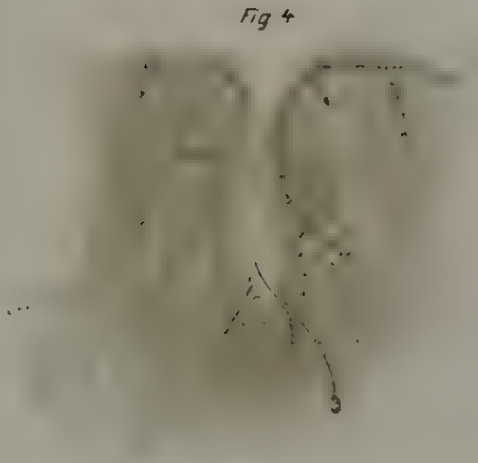
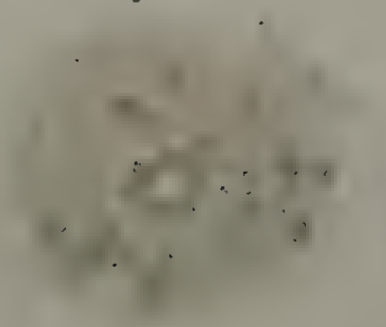


Fig 5

Fig 6



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig 12

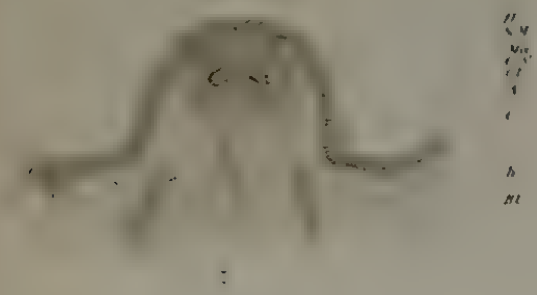


Fig 14

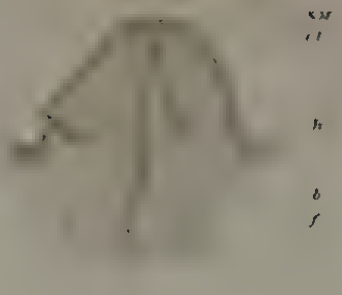


Fig 13

Fig 15

Fig 16

Fig 17

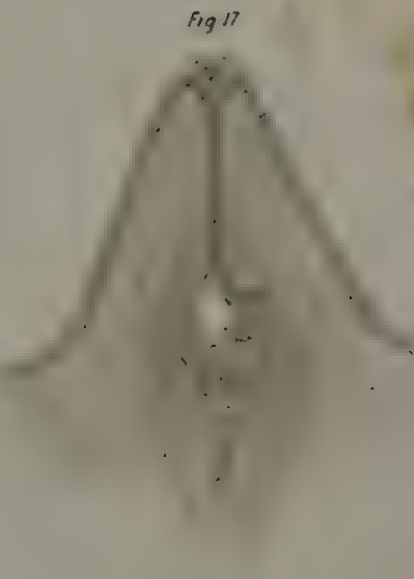


Fig 18

Fig 19

Fig 20.

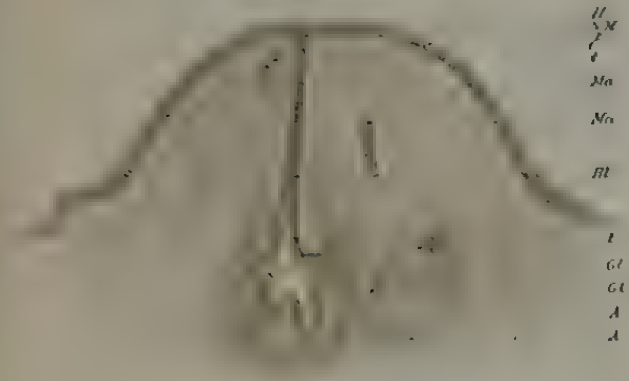


Fig 23

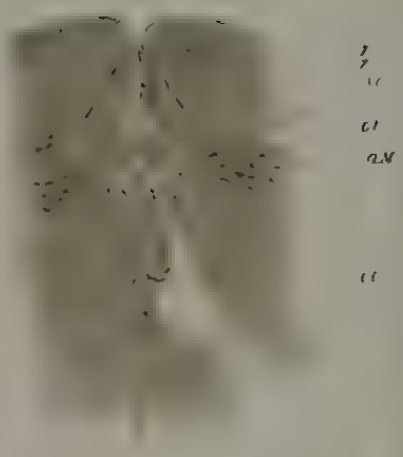


Fig 21

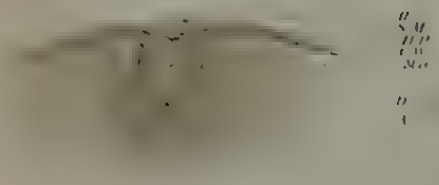
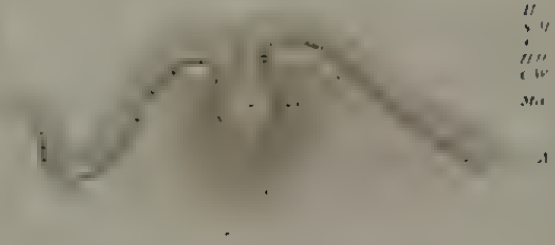
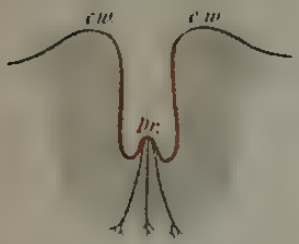


Fig 22



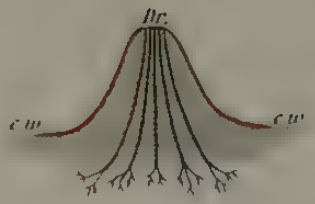
Echidna

I



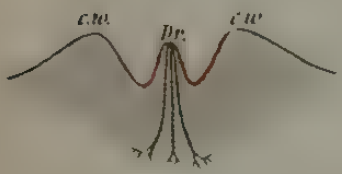
Halmat. juv.

Homo embr

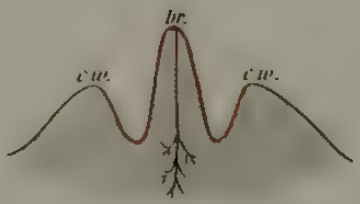


Homo adult.

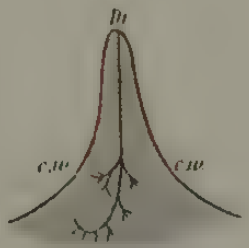
II



Didelphys juv

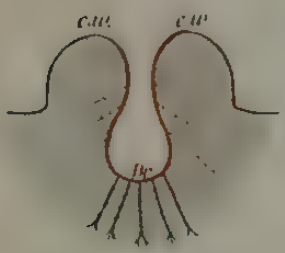


Mus ante Lact

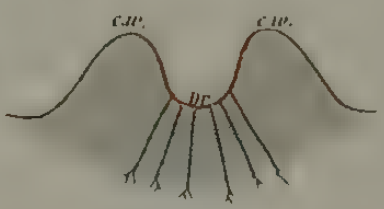


Mus adult.

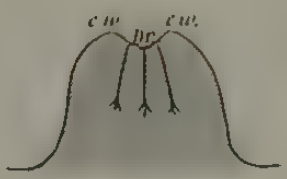
III



Phalangista vulp. embr.



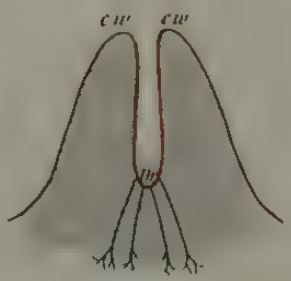
Canis embr.



Felis embr.

IV

Bos taurus embr



Bos taurus embr.

Bos taurus adult.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Anzeigen und Besprechungen.

Rautenfeld, E. v., Morphologische Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Mit 2 Taf. und 13 Fig. im Texte. gr. 8. Dorpat, 1882. (48 S.). *M* 1. 50.

Die in dieser Schrift enthaltenen, unter E. Rosenberg's Leitung angestellten höchst werthvollen Untersuchungen bieten, nach einer historischen Entwicklung der bezüglichen Fragen, zunächst eine sorgfältige Analyse der auf dem Titel genannten Skelettheile bei Sturionen Acipenser, Scaphirhynchus und Polyodon (pag. 11—32). In dieser Beziehung schließen sich die Darstellungen Rautenfeld's an die früheren Beobachter an. Darauf folgt eine Prüfung von Jugendzuständen von Acipenser, bei welchen die gänzliche Form des Flossenskeletes, wie schon durch Salensky bekannt war, durch eine Reihe diskreter Knorpelstäbchen (Radien) dargestellt wird. Von großer Tragweite aber ist die Beobachtung, dass eine Anzahl vorderer Radien durch Concrescenz jene Knorpelplatte hervorgehen lässt, die beim erwachsenen Thiere das Hauptskeletstück der Gliedmaße vorstellt. Rautenfeld vergleicht es dem Basale des Propterygium der Selachier. Mit dem Becken fehlt also den Sturionen ein Basale des Metapterygium, welches letztere bei Selachiern so sehr ausgebildet ist. Damit wird also die Deutung, welche v. Davidoff dieses Jahrbuch Bd. V, diesen Theilen gab, und die auch ich acceptirt hatte, zu modificiren sein.

Anders verhält es sich mit den übrigen Ganoiden und mit den Teleostiern. Bei diesen leitet v. Rautenfeld die Zustände des Flossenskeletes von dem der Sturionen ab. Speciell bei Esox wird die Entwicklung dieser Theile gegeben und unsere Kenntnis um die Thatsache bereichert, dass dem großen Skeletstück der Bauchflosse noch Rudimente von Radien ansitzen. Aber dieses Skeletstück tritt von vorn herein einheitlich auf, und darin finde ich ein Bedenken gegen die Sicherheit seiner Homologie mit dem Basale propterygii der Störflosse. Es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Knochenganoiden und Teleostier in diesem Punkte enger zusammenhängen als mit den Sturionen, und dass hier das von v. Davidoff als Basale metapterygii gedeutete Stück doch ein solches ist. Jedenfalls ist diese Frage so lange als eine offene anzusehen, bis auch bei Teleostiern jenes Basale aus einer Concrescenz von Radien hervorgegangen nachgewiesen ist.

Aus Rautenfeld's Darlegungen ergiebt sich endlich, wie der Verfasser selbst hervorhebt, keine für die Thacher-Mivart-Balfour'sche Hypothese der Phylogenie des Gliedmaßenskeletes verwerthbare Thatsache, und auch die Deutung,

welche v. Rautenfeld der Sturionenflosse zukommen lässt, ist nicht nach jener Richtung zu gestalten, das möchte ich hier betont haben, und knüpfe in dieser Beziehung noch die folgende Betrachtung an. Wenn man sagen wollte, dass in dem Auftreten von Radien etwas Primäres vorliege, eben so wie auch in dem Fehlen eines Beckengürtels, so würde man dabei das Beckenrudiment von Polypterus und damit den Weg übersehen, den der Beckengürtel bei Ganoiden gegangen ist. Eben so verfehlt wäre es, die Deutung jener Radien bei Acipenser-Embryonen auf den Satz zu stützen, dass Gliedmaßentheile nur von der distalen Seite her rudimentär werden, dass also, wo Radien bei fehlendem Becken vorkommen, das letztere nicht etwa verschwunden, sondern noch gar nicht gebildet wäre. Skelettheile bilden sich zurück wie alle anderen Organe, da wo sie außer Gebrauch gestellt, ihre Funktion verlieren, um eine neue zu gewinnen. Das ist das Naturgesetz. Bei den Gliedmaßen finden die distalen Theile in der Außenwelt den Anstoß zur Ausbildung, aber auch zur Rückbildung nach Maßgabe der Einflüsse, die von dorther wirken, das ist die Regel. Daraus folgt aber noch nicht, dass nicht auch vom Körper her, also proximal, Ursachen auf eine Rückbildung wirken können, so dass distale Theile sich konserviren, während proximale rudimentär werden. Das Skelet der Wirbelthiere liefert viele Beispiele hierfür, von denen ich nur den fibularen Malleolus der Wiederkäuer nenne. Hier hat die Fibula distal ihre Funktion bewahrt, während sie dieselbe proximal bis auf einen kleinen Rest verlor. Bei Beurtheilung dieser Dinge ist also die Beziehung zur Funktion im Auge zu behalten. Bei den Selachiern ist die Funktion der Bauchflosse eine andere, als bei allen übrigen Fischen, denn sie ist noch Copulationsorgan; daraus leitet sich ihre metapterygeale Ausbildung ab. Jedenfalls ist jene Funktion nicht mehr bei den anderen Fischen vorhanden. Dass sie im Vergleich zur Brustflosse von viel geringerer Bedeutung ist, spricht sich auch in ihrem Volum aus, wie in der gänzlichen Reduktion, die sie in manchen Abtheilungen erfährt. Vielleicht spricht jenes Argument zugleich zu Gunsten von Rautenfeld's Deutung, indem es den Grund der metapterygealen Reduktion angiebt, welche der Genannte für das Flossenskelet der Ganoiden und Teleostier in Anspruch nimmt.

Gruber, W., Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. IV. Heft. Mit einer Kupfert. 4. Berlin 1883. (A. Hirschwald.) (22. S.) *M* 3. —.

Indem wir erst mit dem vierten Hefte Anlass nehmen, diese seit vier Jahren in Publikation begriffenen Beobachtungen anzuzeigen, sind wir keineswegs der Meinung, dass den früheren ein minderes Interesse zukomme. Wir glauben vielmehr, dass die Anatomie auch durch die genaue Kenntnis der Variationen, welche die Organe bieten, eine bedeutende Förderung empfängt, und mit anderen Beobachtungen, die mehr pathologische, uns hier nicht interes-

sirende Zustände betreffen, enthalten jene Hefte von solchen Varietäten eine reiche Auswahl. Nach dieser Richtung haben wir dem Verfasser für seine seit einer langen Reihe von Jahren kundgegebene außerordentliche Thätigkeit nur Dank zu wissen. War er doch zugleich auch stets bemüht, den von ihm gefundenen und durch günstige Situation bezüglich des Materiales in größter Breite des Vorkommens nachgewiesenen Thatsachen einen vergleichend-anatomischen Untergrund zu verleihen. Gegenüber einer gewissen Geringschätzung, der man bezüglich solcher Arbeiten zu begegnen pflegt, möchten wir hervorheben, dass jene schon durch die Sorgfalt und Genauigkeit, deren Stempel sie an sich tragen, sich vortheilhaft auszeichnen. Das was sie geben, sind treu dargestellte Thatsachen, mit denen zu rechnen sein wird. Je mehr die Vorstellung, dass jene Abweichungen von dem was man Norm nennt »Verirrungen der Natur« oder »Naturspiele« seien, sich in die Rumpelkammer veralteter Vorurtheile zurückziehen muss — und dahin gehört sie doch schon seit geraumer Zeit — je mehr man, wenn auch erst von sehr vereinzelten Punkten aus, das Gesetzmäßige auch an jenen Bildungen des Organismus in seinem Causalnexus zu erkennen versucht, desto mehr wird man sich hüten müssen, in seinem Urtheile über jene Dinge vorschnell zu sein. Wie auch immer der Werth jener Varietäten ein sehr verschiedener ist, so viel steht jetzt wohl schon fest, dass viele von ihnen als recht wichtige Dokumente gelten dürfen, als Urkunden, die den Zusammenhang des menschlichen Organismus mit jenem anderer Organismen tiefer begründen. Aber für so viele Varietäten, höre ich sagen, ist das ja nicht der Fall, sie stehen unvermittelt und es lohnt sich daher nicht der Mühe, sie kennen zu lernen. Was nützt die Kenntnis solcher nackten Thatsachen, wenn diese nicht zu einer höheren Einsicht führen. Wir wollen hierauf Antwort geben. Jene höhere Einsicht ist das Ziel, zu dem die Kenntnis der Thatsachen den Weg bildet. Wo es sich um Aufgaben handelt, für welche die Objekte leicht zu beschaffen, um Thatsachen, die jeden Tag, möchte man sagen, eruirbar sind, an denen die Forschung nach Belieben und Bedarf erweitert und vertieft werden kann, da ist jene strengere Anforderung gewiss berechtigt, und es ist zu bedauern, wenn ihr nicht entsprochen wird. Anders verhält es sich mit jenen »Abnormitäten«, deren zuweilen sehr seltenes Vorkommen eine gewissenhafte Aufzeichnung und möglichst reiche Ansammlung erfordert, so dass aus ihnen durch Vergleichung der verschiedenen Zustände unter sich der Umfang der Schwankung festgestellt werden und als Vergleichsbasis dienen kann.

Das vorliegende Heft handelt vom Os centrale carpi und bereichert die Kenntnis vom Vorkommen dieses Skelettheiles, von welchem unser Autor der Entdecker beim Menschen ist. Die verschiedenen Zustände, unter welchen der im Ganzen sehr seltene Knochen beim Menschen auftritt, werden in zwei Gruppen geordnet und damit zugleich Befunde der Nachbarschaft in Beziehung gebracht und zugleich die Frage erörtert, in wie fern das durch Rosenberg in der Anlage nachgewiesene knorpelige Centrale gänzlich schwinde oder mit dem Radiale verschmelze, wobei die Beschaffenheit des letzteren Knochens in einer großen Anzahl von Fällen zu Grunde gelegt wird. Diesem zufolge würde

die Mehrzahl (65 %) reine Radialia vorstellen, während eine Minderzahl (35 %) auf eine Aufnahme des Centrale gedeutet werden kann.

Durch Alles, was bisher über diesen Knochen in Erfahrung kam, erweist er sich als eine atavistische Bildung und unterscheidet sich dadurch von mancherlei anderen im Carpus beobachteten accessorischen Knochenstücken, die bis jetzt noch zu den problematischen Vorkommnissen gehören, jedenfalls aber in ihrem morphologischen Werthe nicht dem Centrale ebenbürtig sind. Wenn dieses aber zu jener Bedeutung gelangte, so darf nicht übersehen werden, dass das nur durch die vorhergegangene Erkenntnis des typischen Carpalskeletes der Vertebraten möglich war.

C. G.

Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen.

Von

Georg Ruge.

Mit 24 Figuren in Holzschnitt.

Seit einer Reihe von Jahren haben die Gefäße der oberen Extremität des Menschen mit den an ihnen sich vollziehenden Wandlungen meine Aufmerksamkeit in Anspruch genommen. Es ist der Versuch gelungen, eine Fülle von Erscheinungen auf einander zu beziehen und dadurch manches bisher Unverständliche verständlicher zu machen und durch die folgenden Mittheilungen den Fachgenossen etwas Abgerundetes in einem allerdings eng begrenzten Gebiete vorzulegen. Mögen diese Blätter eine willige Aufnahme finden.

Von jeher hat man dem Gefäßsysteme ein besonderes Interesse gezollt. Praktische Gesichtspunkte bildeten den Kern des jeweiligen Studiums. Die Litteratur, welche wesentlich die Beschreibung von Einzelbeobachtungen umfasst, hat durch Jahrhunderte hindurch eine recht reichhaltige Casuistik geschaffen. Für den Chirurgen ist dieselbe zur Orientirung bei operativen Eingriffen von dem größten Werthe, und es erscheint nothwendig, einen Schatz von Kenntnissen, welche jeden Augenblick anwendbar sein können, zu besitzen. Das Interesse an dem Reichthume von Formverhältnissen ist hier ein praktisches.

Ein anderes Interesse ist das theoretische, das auf die Erkenntnis des Zusammenhanges der Thatsachen hinzielt. Für dieses erscheint die Casuistik wie das zur Aufführung eines Baues verfügbare, noch ungeordnete Material, aus welchem die gleichartigen Steine ausgewählt werden müssen, damit dieselben, an einander gefügt, ein

sicheres Fundament entstehen lassen. Die Casuistik ist als ein Speicher mit ungeordneten und heterogenen Dingen für wissenschaftliche Zwecke von bedingtem Nutzen, da in ihr die für die Feststellung der Gleichartigkeit mehrerer Thatsachen nöthige Berücksichtigung kritischer Momente sehr häufig vernachlässigt worden ist. Das ist schon oftmals von anderen Seiten hervorgehoben worden und brauchte hier nicht erneuert ausgesprochen zu werden, wenn nicht gerade auf dem Gebiete der Gefäßvertheilung im menschlichen Körper strenge Kritik so selten geübt worden wäre; obgleich sie gerade hier so nothwendig ist, wo zwei scheinbar gleichartige Gefäße ganz heterogene Gebilde sein können, so wie umgekehrt. Nur durch die sorgfältigste Berücksichtigung der Lage von Gefäßen zu Nachbartheilen entgeht man den gröbsten Täuschungen, und KRAUSE Nr. 19 pag. 267 erwähnt mit Recht, dass »aus der Nichtbeachtung der allein maßgebenden Lageverhältnisse die unglaubliche Verwirrung sich erklärt, welche in der Beschreibung der arteriellen Varietäten an der oberen Extremität die Herrschaft gewonnen hat«.

Es wurden einige der in der Litteratur niedergelegten Beobachtungen in den Kreis der eigenen zur Vervollständigung und Abrundung des Ganzen aufgenommen; überhaupt ist auf die Litteratur, so weit es ohne Schaden für die Durchsichtigkeit dieses Aufsatzes anging, Bezug genommen. Man findet sie übrigens in den angeführten Arbeiten und in den Handbüchern, namentlich in demjenigen HENLE's durch KRAUSE recht vollständig zusammengestellt, so dass darauf verwiesen werden kann.

In den vorliegenden Blättern handelt es sich, wo an eigene Beobachtungen angeknüpft wird, keineswegs um den Anspruch einer Priorität bezüglich der Beschreibung neuer Fälle, sondern um die Verwerthung von Thatsachen, welche unter eigener Betrachtung Leben gewannen und sich verarbeiten ließen. Vielleicht dürfte es auch schwierig sein, unserem, mit Schätzen so reichlich gesegneten, Gebiete viele neue einzureihen. Unsere Aufgabe besteht einzig und allein in dem Unterbringen des Thatsächlichen unter gemeinsame Gesichtspunkte. Man erwarte daher auch keine Darstellung der Beobachtungen vom Heidelberger Präparirsaale, sondern die Resultate nach Verwerthung derselben. Auf viele noch nicht spruchreife Fragen wurde nicht eingegangen, sogenannte interessante Befunde wurden verschwiegen. Aus erklärlichen Gründen kann desshalb keine komplete Darstellung der Arterienvarietäten der Oberextremität gegeben werden.

Bei dem Versuche, das massenhaft aufgespeicherte Material zu sichten, welches träger Lava vergleichbar auf fruchtbarem Boden lastet, begegnen wir auch hier der Erscheinung, dass mit der Änderung der Gesichtspunkte praktisch werthvolle Thatsachen einen nur geringen theoretischen Werth darbieten können und umgekehrt.

Die Erkenntnis des Zusammenhanges der Formen hat die Durchsicht der Litteratur in keinem wesentlichen Punkte erweitert, höchstens bestätigt, da der Stoff durch die Verarbeitung von Beobachtungen auf dem Heidelberger Präparirsaale in der nunmehr niedergeschriebenen Weise bereits geordnet war.

Wir bewegen uns auf dem Gebiete derjenigen Formen im Gefäßsysteme, welche von dem gewöhnlichen, am häufigst auftretenden Typus, von der Norm, abweichen und desshalb als Abnormitäten oder Anomalien bezeichnet werden. Dieselben lassen sich eintheilen in solche, welche von einer gestörten Funktion der Theile begleitet sind und die pathologischen Bildungen repräsentiren; und zweitens in solche, welche ohne jegliche Funktionsstörung die Harmonie der Organisation erhalten und die Varietäten darstellen, mit welchen ausschließlich wir uns zu beschäftigen haben. Wenn von namhafter Seite (Krause Nr. 19 pag. 200) der Versuch gemacht wurde, die angeborenen Abnormitäten als Varietät, die im späteren Leben durch irgend welche Verhältnisse entstandene Änderung als pathologisches Vorkommnis zu bezeichnen, so darf man dem aus dem einfachen Grunde nicht beistimmen, weil die normale Entwicklung eines Organismus nicht mit der Geburt als abgeschlossen betrachtet werden kann. Es kann eine Varietät in den Organismus übertragen, d. i. vererbt auftreten, sie kann aber auch selbständig während der Entwicklung des Individuum sich ausbilden.

Die Methode der Untersuchung ist die vergleichende. Die verglichenen Objekte stammen aus der menschlichen Anatomie und befinden sich mithin innerhalb eines sehr engen Rahmens. Das Ergebnis der Vergleichung dieser Formen beruht, wie stets bei vergleichend-anatomischen Arbeiten, in dem Auffinden von Reihen verschieden entwickelter Zustände. Letztere bilden die unmittelbar sich an einander schließenden Glieder einer Kette und besitzen ein Anfangs- und ein Endglied. Sind diese beiden bestimmt, so ist durch die Reihe zugleich ein ganzer Entwicklungsprocess ausgesprochen.

in welchem die einzelnen Glieder Entwicklungsphasen darstellen[1]. Häufig ist es anzugeben unmöglich, wo der Anfang und wo das Ende der Reihe liegt, trotzdem dieselbe als solche feststeht. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, dass der Mensch mit seinen Organisationsverhältnissen das Glied einer weiteren Reihe — der Thierwelt — vorstellt, welche gekannt sein will, um das Anthropotomische richtig unterzubringen.

Da eine diesbezügliche vergleichend-anatomische Untersuchung vom Verfasser wegen der Beschäftigung mit anderen Untersuchungen nicht angestellt, die bestehenden Angaben wegen Mangel an Kontrolle nicht mit Nutzen verwendet werden konnten, so müssen an unsere Resultate weitere Forschungen anknüpfen.

Bei dem Forschen nach dem Wesen der Varietäten im arteriellen Gefäßsysteme hat man mit denjenigen Faktoren zu rechnen, welchen alle Schwankungen in der organischen Welt unterliegen. Das Variiren sowohl der Organismen als auch der Organe und Organsysteme begründet sich aber auf der Anpassungsfähigkeit an die unmittelbare und weitere Umgebung, an die Außenwelt. Die Adaptation ist eine so durchgreifende, dass alle Theile des Organismus in Form und Leistung ein gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis zeigen. Ein Organ kann nicht ohne die engsten Beziehungen zu anderen gedacht werden. Ein Muskel z. B. erfordert den Zusammenhang mit einer bestimmten Summe von Nervenfasern und setzt die Bedingungen für das Wesen des betreffenden Nerven, einen gewissen Blutreichthum, der die Größe der zu ihm gelangenden Gefäße ausmacht, und so fort. Variirt ein Theil des Organismus, so werden die mit ihm in Wechselbeziehung stehenden Elemente in Mitleidenschaft ge-

[1] Den von W. Krause in Henle's Handb. d. Gefäßlehre des Menschen 1868 pag. 204 niedergelegten Äußerungen können wir unsere ganze Zustimmung geben. Es heißt dort etwa folgendermaßen: Einzelne Varietäten scheinen völlig regellose Vorkommnisse zu sein. Größere Beobachtungsreihen zeigen jedoch, dass wenige, ganz bestimmte Varietäten sehr häufig wiederkehren. Bei größeren Reihen finden sich leicht Übergänge, die mehr oder weniger alle denkbaren Zwischenstufen repräsentiren. »Die Varietäten entstehen durch abnorme Entwicklung normaler Anastomosen etc.« Die Beobachtungen größerer Reihen erheben die Gefäßabweichungen über den Rang anatomischer Curiosa. Die Verknüpfung der scheinbar durchaus getrennten Formen lässt die Einheit morphologischer Bildung aufs klarste hervorgehen. — Man beachte auch die anderen auf die Varietäten sich beziehenden Bemerkungen, welche manches Vortreffliche bringen, allerdings auch manche Unklarheiten einfließen lassen, an welche an geeigneter Stelle angeknüpft werden muss. Vergleiche auch Baader (Nr. 1).

zogen, beim Muskel die Nerven, Gefäße und das Skelet. Die Organe sind schon desshalb in verschiedener Weise der Variabilität ausgesetzt, weil die einen von den anderen sich direkt abhängig zeigen. Die Muskulatur ist es wiederum, welche die Herrschaft führend viele Wandlungen und bleibende Zustände von Skelet, Nerven und Gefäßen überwacht. Sie greift umgestaltend tief in die innere Organisation vermöge der Fähigkeit ein, ihre Leistung durch Vermehrung der Elemente, Wachsthum im Ganzen und Übergreifen auf Nachbartheile zu steigern, um dadurch die von außen an das Individuum gestellten Forderungen zu erfüllen. Die Lebensweise der Thiere spielt hierbei eine Hauptrolle, sie setzt die Bedingungen, welchen vor Allem die Muskeln in Bezug auf die Lokomotion, die Nahrungsaufnahme etc. gerecht werden. Die Gefäße und Nerven verhalten sich wie die Trabanten der genannten Gebilde und verrathen als solche zugleich ihre verschiedene Natur. Der Nerv folgt treu dem wandernden Muskel und ist dabei bestrebt, stets den möglichst kürzesten Weg einzuhalten. Es hat für seine Ortsveränderung die Abhängigkeit vom Muskel unbedingte Geltung; denn die Nerven sind einfache Verbindungsstränge zwischen Centralorgan und Muskel, sie bleiben dieselben, so sehr auch der letztere die Lage verändert. Wo der Nerv auf Umwegen sein Gebiet erreicht, ist fast immer auf Verschiebungen der Nachbarschaft zu schließen, beim Nervus laryngeus inferior auf Verlagerung des Herzens und der großen Gefäße, etc.

Ganz verschieden hiervon sind die Gefäße zu beurtheilen, weil die Natur ihrer Verbreitung im Körper eine andere ist. Die größeren Stämme lösen sich durch fortgesetzte Theilung in ein reichlich verzweigtes Netzwerk auf, das in kapillärer Form alle Organe umspinnt und durchsetzt. Beim Muskel, auch bei anderen Organen, empfängt dieses Kapillarnetz von vielen Seiten her größere Bezugsquellen in typischer Anordnung. Auf dem Zusammenhang der größeren Bahnen mit den feineren beruht das Princip der Entwicklung von stärkeren Verbindungsästen, von Anastomosen, die als Seiten- oder Collateralbahnen, Vasa aberrantia HALLER, bezeichnet werden, wenn das sich vergrößernde Gefäß einen parallelen Verlauf mit dem Hauptgefäß inne hält. Diese Anastomosen und Collateralstämme entfalten sich unter günstigen Bedingungen zu mächtigen Gebilden und können als solche mit anderen Gefäßen in Konkurrenz treten und unter Umständen dasselbe verdrängen.

Wir lernen so aus der Einrichtung des collateralen Kreislaufes

verstehen, wie gerade an denjenigen Organen, welche sehr große individuelle Schwankungen in der Ausbildung und Leistung darbieten, eine überaus große individuelle Verschiedenheit in der Gefäßversorgung stattfinden kann. Derartige Organe sind neben anderen wiederum die Muskeln. Wo ganze Muskelgruppen gemeinsame Gefäße beziehen, ist natürlich der Ausschlag der Variation an letzteren, als Correlationsveränderung jener, größer. Es ist verständlich, dass, wenn schon bei menschlichen Individuen die Muskelgefäße wegen der individuellen Verschiedenheit der Muskulatur heterogener Natur sein können, diese Heterogenität in den einzelnen Thiergruppen weit ausgesprochener sein wird. Die Schwierigkeit, hier über die thatsächlichen Dinge zu urtheilen, wächst mit dem Mangel an sicheren Kriterien.

Diese Betrachtungen gewinnen in Anwendung auf unser Thema die höchste Bedeutung, da die Muskulatur den Hauptbestandtheil der Extremitäten ausmacht, diese ganz und gar beherrscht. Bringen wir außerdem den wesentlichsten Faktor aller Variabilität, welche an die Änderung der Lebensweise gekettet ist, in Rechnung, so erhellt, wie ich glaube, auf das Klarste, dass durch die aufrechte Haltung, die bei den Affen erworben und beim Menschen weiter ausgebildet ist, bedeutsame Umgestaltungen des Muskelsystemes, der Gelenke und des Gefäßapparates zu suchen sind. Die obere Extremität hat beim Menschen ihre früheren Beziehungen zur Lokomotion völlig eingebüßt, neue weit mannigfaltigere Funktionen als der unteren Extremität sind ihr übertragen. Fast in jeder Berufsklasse wird die obere Extremität des Menschen anders, zu den gröbsten und wiederum zu den feinsten Manipulationen verwerthet. Der verschiedene Gebrauch wirkt nothwendig auf die Organisation zurück. Desswegen ist es gewiss kein Spiel des Zufalles, dass in der Gegend des Ellbogengelenkes und weit mehr noch an den Theilen der Hand, also an Stellen, wo die Mannigfaltigkeit der Bewegungen vorzüglich sich äußert, die Gefäßvarietäten an Reichthum gewinnen. Wir beziehen diese Thatsache auf die Funktionsverhältnisse der Theile. Weiterhin erklären sie uns die Erscheinung, dass die Gefäßvarietäten der oberen viel zahlreicher als die der unteren Extremität sich gestalten: es liegt in der einseitigen Verwendung des einen, der vielseitigen des anderen Körpertheiles. Auf derselben Basis beruht die Häufigkeit der Variationen innerhalb einer Gliedmaße, im distalen gegenüber dem proximalen Gefäßdistrikte; fernerhin die verhältnismäßig große Häufigkeit an den Extremitäten

gegenüber den Theilen des Rumpfes, welcher, man möchte sagen, im Vergleiche zu den Extremitäten eine starre Form angenommen hat.

Diese Anschauungen lassen sich dahin formuliren, dass die proximalen Abschnitte einer Gliedmaße mit ihren Gefäßen weit mehr stationär als die direkt mit der Außenwelt in Berührung stehenden Endabschnitte sich darstellen, und zwar in ähnlichem Grade, in welchem die hintere Gliedmaße stabiler geworden ist als die vordere. Immer wollen wir die Erscheinungen, welcher Art sie auch sein mögen, in dem innersten Causalnexus zu anderen vorgestellt wissen. Wir hegen die Überzeugung, dass bei dieser Betrachtungsweise das Studium der Gefäßvarietäten fruchtbar sein wird. Wir können es auch unmöglich als wahrscheinlich halten, dass bei der strengen Abhängigkeit der Gefäße von anderen Organen die Reaktionen des Gefäßapparates auf allmähliche Umbildungen seiner Nachbarschaft, dass die Varietäten regelloser Natur seien: auch in den Abweichungen vermuthen wir typische Formen.

Die Schwierigkeiten der Forschung übersteigen auf unserem Gebiete zuweilen die Grenzen sicherer Beurtheilung. Daraus entsteht aber keineswegs ein sicherer Zufluchtsort hinter der Annahme, dass die Gefäßvarietäten in ihrem Auftreten unbeschränkte und zufällige Dinge seien. — Jede Forschung schreitet langsam und erklärt nicht Alles mit einem Male. — Jener hier und dort vertretene Standpunkt ist völlig zu verwerfen, schon weil man freiwillig und zu früh sich die Grenzen des Erkennens steckt. Man behält dabei nur noch die Theile in der Hand, und verzichtet auf das geistige Band. Zufällige Erscheinungen können nur durch zufällig auftretende Ursachen hervorgerufen werden; wir aber wollen die Erscheinungen im Gefäßsysteme aus der innersten Organisation verstehen lernen und sprechen den wirklich zufälligen Einwirkungen auf die Gefäße, wie z. B. den in die Bahnen hineingeschleuderten Thromben, welche bekanntermeise die Entstehung neuer Bahnen zur Folge haben können, jedes morphologische Interesse ab. Dasselbe gilt von den gewaltsamen Eingriffen des Operateurs bei der Unterbindung größerer Gefäße. Von den hier neu auftretenden Zuständen bleibt es schlechterdings undenkbar, wie Typisches, Vererbbares daraus entstehen mag. Die Genese der Gefäßvarietäten ist, wie gesagt, aus der harmonischen, das Ganze durchwebenden Abhängigkeit der Theile des Organismus abzulesen.

Neue Zustände entwickeln sich allmählich, und bleibende haben nicht immer auf einem geraden Wege das Ziel erreicht. Vielfache, vielleicht auf weiten Umwegen liegende. Versuche können zwischen Anfang und Ende sich befinden und eine Divergenz der Einrichtungen auf einem und demselben Gebiete einleiten. Bei den Gefäßen dürfte dies eintreffen, da z. B. bei einer bedingten Veränderlichkeit von Muskeln oder von Muskelkomplexen die einmal konstant gewordenen Blutgefäße in ungünstige Bedingungen gesetzt, durch viele andere ersetzt werden können, die zur Zeit alle Vortreffliches leisten, unter denen aber alsbald eine Selection stattfinden muss, die schließlich den günstigsten Gefäßen zur Herrschaft verhilft.

So lange man die Gefäßvarietäten dem Zufall unterworfen sein lässt, dieselben desswegen hinsichtlich der Häufigkeit ihres Auftretens als schrankenlose Bildungen betrachtet, wird es zwecklos bleiben, nach einem genetischen Zusammenhange zu forschen. Wo die Meinung der Zufallsbildung gilt, lassen sich nun aber die Prämissen häufig als falsch erkennen. Man geht auf unserem Gebiete von der Annahme aus, dass Anfangs ein gleichmäßiges Gefäßnetz im ganzen Körper sich vorfindet, dessen Maschen nach Belieben, d. h. kraft beliebig auftretender Ursachen, hier und dort mächtiger sich entfalten, um allmählich größere Bahnen hervortreten zu lassen. Auf diese Weise wäre allerdings der Modus für die Herausbildung der großen Fülle von Variationen im Gefäßsysteme festgestellt, wenn es um den Ausgangspunkt wirklich sich so verhielte. Es lässt sich aber nachweisen, dass die Gefäße der oberen Extremität, wahrscheinlich aller Körpertheile, schon sehr frühzeitig in gröbere und feinere Bahnen sich differenzirt zeigen, in gleicher Weise, wie die paarigen Aorten, bald nach der Körperanlage zu einer Zeit sich hervorthun, wo von anderen Gefäßen des Rumpfes kaum die Rede ist, in gleicher Weise wie sich frühzeitig die Gefäße des Dotterhofes in feinere und stärkere Gebilde sondern. Die Randvene stellt ja eines der letzteren dar. Ähnliches wird sich überall finden lassen; für die obere Extremität ist das von mir gefundene Thatsächliche im Endabschnitte aufgeführt worden. Wir werden uns mit der Vorstellung befreunden müssen, dass zu keiner Zeit ein chaotisches Gewirre im Gefäßsysteme herrscht, welches erst eine dem Zufall ausgesetzte Kraft zu ordnen hat; sondern dass viele, auch späterhin als Hauptgefäße verbleibende, Bahnen schon frühzeitig auftreten. Diese Thatsache, auf die ich am Schlusse der Arbeit nochmals zurückkomme, drückt hier wie überall die Fixation be-

stimmter Einrichtungen aus, die jenseits des Menschen bei phylogenetisch älteren Abtheilungen erworben wurden, ontogenetisch sich sofort anlegen können, indem sie immer mit der Organisation der Theile im Einklange stehen. Derartige fixirte, typische Zustände folgen dem Gesetze der Trägheit und vollenden ihre Bahnen, wie jeder Himmelskörper die seinige. Die Arteriae subclavia, axillaris und brachialis repräsentiren derartige Dinge, die gleichbenannten Gefäße vieler Wirbelthierabtheilungen sind einander homolog. Solche Gefäße, z. B. die A. brachialis, können Wandlungen unterliegen, sie können in den Hintergrund treten, ja völlig aus dem Kreislaufe eliminirt werden: aber stets, und dies ist das Wichtige, sollen wir von Etappe zu Etappe die Veränderungen an ihnen nachweisen und durch die regressiven Processe selbst die Solidarität der Organisation näher begründen können.

Das hier Ausgesprochene stellt die aus den Untersuchungen abgeleiteten Anschauungen dar, diese sind das Produkt jener und werden hoffentlich als leitender Faden durch das Ganze zu erkennen sein. Was hier im Kleinen angestrebt, wird im Großen sich vollenden lassen, d. h. aus dem Gewirre von Einzelbeobachtungen sich herauswinden, gruppiren und sichten und dadurch eine Basis zu weiterem Forschen schaffen.

Die Holzschnitte, wie sie dem Texte einverleibt wurden, sind zu Diensten des Textes schematisch gehalten. Das Schematisiren hat die Abbildungen von allem für uns Unwesentlichen entkleidet: die Abbildungen entsprechen aber genau den theils eigenen, theils fremden Beobachtungen. Der großen Liberalität des hochverehrten Herausgebers des Morphologischen Jahrbuches verdankt diese Arbeit die zahlreichen bildlichen Darstellungen.

Es war nöthig, den etwas umfangreichen Stoff zu sondern: zweckmäßig, die Darstellung der Übersicht wegen, in folgende Abschnitte zu theilen:

Abschnitt I: Processus supracondyloideus; Varietäten des Musculus pronator teres; Verlagerung des Nervus medianus und der Arteria brachialis.

- II: Überführung des Nervus medianus und der Arteria brachialis aus der abnormen Lage hinter dem Processus supracond. in die normale.

- III: Rückbildung der Art. brachialis bei dem Vorhandensein eines Processus supracondyloideus.

- IV: Rückbildung der Art. brachialis und des Processus supracondyloideus.

Abschnitt V: Inselbildung im Gebiete der Art. brachialis.
- VI: Der aus der Art. brachialis zum Vorderarme gelangende collaterale Gefäßstamm.
- VII: Entwicklung des über der normalen Schlinge des Nervus medianus gelagerten Collateralgefäßes.
- VIII: Verhalten des bei distalwärts gerückter Medianusschlinge ausgebildeten Collateralgefäßes.
- IX: Doppelte Medianusschlinge. Das Collateralgefäß geht durch die Spalte der Medianusschlinge.
- X: Hoher Ursprung oder hohe Theilung der Arteria brachialis? — Bedeutung doppelseitiger Arterienvarietäten. — Entwicklungsgeschichtliches über die Gefäße der oberen Extremität.

Die häufiger citirten Werke findet man mit denjenigen Nummern versehen, unter denen dieselben im Anhange zusammengestellt aufgeführt worden sind.

I.

Eine Varietätenform der Oberarmarterien, deren Wesen durch das gleichzeitige Auftreten einer Abweichung am Humerus und am Musculus pronator teres gekennzeichnet wird, bildet aus guten Gründen den Ausgangspunkt unserer Darstellung. Die Form ist seit langer Zeit beschrieben, ihre Übereinstimmung mit bleibenden Einrichtungen vieler Säugethiere erkannt worden, so dass, da die diesbezüglichen Thatsachen bereits in die Lehrbücher aufgenommen werden konnten, nur wenig neue Beiträge für diese Form zu liefern sind. Wir begnügen uns, die gekannten Verhältnisse in Kürze vorzuführen.

Der Oberarmknochen besitzt in den betreffenden Fällen eine Fortsatzbildung, welche vor Decennien von Otto[1] als Processus supracondyloideus bezeichnet worden ist. Wir sind über letzteren durch spätere Arbeiten, namentlich diejenigen Gruber's (Nr. 5 bis 15), gut orientirt. Seine Lage ist nach allen bisherigen Erfahrungen eine konstante; sie lehrt uns, dass es um gleiche Theile sich handelt. Der Processus supracondyl. ragt aus der medialen Vorderfläche des Humerus hervor, nach Gruber's Angaben 4—5 cm proximal vom Condylus medialis humeri. Die Entfernung seines proximalen Randes bis zur distalen Fläche der Trochlea maß an den

[1] De rarioribus scel. hum. c. animal. scel. analogicis. Vratisl. 1839.

mir zu Gebote stehenden Objekten zwischen 6 und 7 cm, sie stimmt auch für die in der Litteratur befindlichen Abbildungen. Man findet ihn medialwärts einer von der Mitte der Trochlea aufwärts gezogenen Geraden. Nach Otto geht die vom Tuberculum minus zum medialen Rande der Trochlea gehende Linie durch den Ursprung des Fortsatzes. Die Gestalt ist ebenso wie die Größe des Processus hochgradig mannigfach. Das gilt von allen rudimentären Gebilden des Menschen, zu welchen auch der Proc. suprac. zählt.

Man findet ihn als winzige Prominenz, nur noch andeutungsweise, und wiederum als mächtige Erhebung. Am kräftigsten entwickelt sah ihn wohl Tiedemann Nr. 27 Taf. XL Fig. 2: er ragte mit einer Länge von circa 2,5 cm distalwärts und blieb nur etwa 1 cm vom Epicondyl. medial. humeri entfernt. Ist er gut entfaltet, so erscheint er von vorn nach hinten abgeplattet und medialwärts gerichtet. Sein freies Ende ist gegen den Epicondylus medialis humeri geneigt, gestaltet dadurch den oberen Rand konvex, den unteren konkav. Seine hintere Fläche nimmt in einer leichten Furche ein Gefäß und einen Nerv auf. Ist er unansehnlich, so wird er leicht übersehen. Und so ist es mir ergangen, denn erst andere Anomalien, welche durch die Existenz des Processus supracondyl. bedingt werden, wiesen mich auf letzteren hin. Die bestimmte Lage schützt, so variabel auch die hier vorkommenden Knochenvorsprünge sein mögen, vor falscher Beurtheilung. Da Nerv und Gefäße nicht immer, wie wir sehen werden, in der Lagerung influenzirt bleiben und desshalb die Verlagerung beider allein etwaige Knochenvorsprünge in ihrer Natur nicht bestimmen können, so müssen wir Vorsicht in der Deutung von Knochenerhebungen als pathologische Bildungen üben[1]. Die Häufigkeit des Proc. supracond. giebt Gruber auf 2,7 % an.

Von dem freien Ende des Processus erstrecken sich derbe

[1] Gruber (Nr. 14 pag. 455) geht keinen sicheren Weg, wenn er sagt: »Am unteren Theile der medialen vorderen Fläche des Humerus kommen noch andere ungewöhnliche Zacken, Höcker und Fortsätze vor, die theils als Tuberculum und Processus muscularis anderer Art falscher Proc. supracond., theils wirklich krankhaften Ursprunges, also Exostosen, waren, und zu den Vasa brach. und dem Nervus medianus entweder in gar keiner Beziehung standen, oder doch nicht in der Art und Weise, wie konstant der wahre Proc. suprac. humeri.« Im Abschnitte II dieser Arbeit wird dargethan werden, dass die Gefäße etc. normal gelagert sein können, trotzdem der Processus supracondyl. vorhanden ist.

Bindegewebsstränge zum Epicondylus medialis humeri. Dieselben überbrücken die mediale Humerusfläche und schließen mit der letzteren und dem distalen Rande des Processus supracondyl. ein Loch oder einen Kanal ab (Foramen supracondyloideum s. Canal. suprac.). Die Bindegewebsstränge findet man bei TIEDEMANN Nr. 27) unter anderen abgebildet. von GRUBER und Anderen eingehend besprochen, bei LEBOUCQ (Nr. 21) letzthin an einem Objekte genau beschrieben; sie befinden sich proximal vor dem Ligamentum intermusculare mediale, distal meist mit diesem vereint.

Die Bedeutung der Kanalbildung oder des Processus supracondyl. als etwas Typisches hat OTTO gelehrt. Er erblickte in ihnen die gleichen Einrichtungen, wie sie bei vielen Säugethieren vorkommen. Seitdem ist die Homologie des Foramen supracond. in der Reihe der Säugethiere näher begründet und zur Zeit über allen Zweifel erhoben[1]. Die Lage des Loches und die Aufnahme in dasselbe von gleichartigen Nerven- und Gefäßstämmen sind beredte Zeugnisse für jene Homologie. Beim Menschen sind Theile der knöchernen Wand zu Grunde gegangen und können in dem Bindegewebsstrange als letzte histologisch umgewandelte Residuen erblickt werden. Wird der letzte knöcherne Rest, der Processus supracond., ebenfalls aus dem Organismus ausgeschaltet, so kann von seinem ehemaligen Ursprungsorte ein solider Bindegewebsstrang, zum Epicondylus humeri verlaufend, Nerv und Gefäß fixiren, wie ich dies zu beobachten mehrere Male Gelegenheit hatte. Die normalen menschlichen Verhältnisse am Skelette kommen zu Stande, wenn mit dem Zugrundegehen auch dieses Stranges jegliche Spur eines Foramen supracondyl. erlischt.

Der Processus supracondyloideus muss als eine atavistische Einrichtung beim Menschen sehr frühzeitig sich anlegen, weil er auf die Lagerung von wichtigen Weichtheilen, welche gleichfalls früh angelegt sind, eingreift. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen wurden angestellt; jedoch ergaben diese nur Negatives, in so fern bei keinem Objekte auch nur Andeutungen eines Fortsatzes sich vorfanden.

[1] GRUBER (Nr. 8 pag. 367) sagt darüber: »A. W. OTTO hat diese Analogie (nämlich mit dem Canal. suprac. der Säuger) nur errathen; erst KNOX, WILBRANDT, QUAIN, TIEDEMANN, besonders aber STRUTHERS und ich hatten seine Beziehung zum N. medianus und den Vasa brach. durch Reihen von Fällen dargethan, und seine Analogie mit jenem Kanale bei den Säugern bewiesen.« Bei GRUBER suche man die Litteraturangaben über den Proc. suprac.

Bemerkenswerth ist das hereditäre Vorkommen des Processus supracond., wie es von Struthers bei einem Vater und dessen drei Kindern beobachtet wurde. Es wird aber dadurch die Natur des genannten Gebildes nicht näher beleuchtet, da Typisches wie Atypisches sich vererbt.

Über die funktionelle Bedeutung liegen einige Meinungen vor. Home und Tiedemann glaubten, dass der Canalis supracond. zum Schutze für Gefäß und Nerv diene und namentlich bei denjenigen Säugern auftrete, welche die vordere Extremität zum Greifen, Graben, Schwimmen, Klettern etc. gebrauchen. Wir messen dieser Hypothese nur eine historische Bedeutung bei, da eine solche Einrichtung wohl nebenbei einen Schutzapparat darstellen, die ursprüngliche Bedeutung aber darin nicht bestehen kann, da diese zugleich die Genese erklären müsste. Gefäße werden ja selbstverständlich, wo sie durch Knochenkanäle verlaufen, gegen von außen kommende Insulte gesichert, nachdem die gesicherte Lage im Gange anderer Umformungen erlangt worden ist. Mit Recht ist in Hinsicht hierauf von Gruber auf das Fehlen des Kanales erstens bei Formen, deren nahe Verwandte denselben besitzen, hingewiesen, zweitens bei solchen, die an ihren Armen eine große Gewandtheit und Mannigfaltigkeit der Bewegungen äußern und eines Schutzapparates für die Gefäße wohl nicht minder bedürftig wären.

Die Veränderungen an der Oberfläche des Humerus, welche zum Canalis supracond. führten, sind bei Reptilien, sehr wahrscheinlich durch die Muskulatur, angebahnt und ausgebildet worden: sie erhalten sich bei Säugethieren, trotzdem die bedingenden Muskeln eine engere Beziehung zu ihnen nicht mehr erkennen lassen. Über die Beantwortung der Entstehung sind endgültige Untersuchungen abzuwarten. Bei Säugethieren bleibt die Lagerungsbeziehung der Nerven und Gefäße bewahrt, ohne dass letztere, Anfangs natürlich gelagert, späterhin nach anderweitigen Umbildungen am Humerus einen zweckmäßigen Verlauf inne zu halten brauchen. Gruber's Hypothese, dass der Processus supracond. des Menschen ein Muskelhöcker des Pronator teres sei, ist durch nichts als durch die Thatsache eines meist gleichzeitig auftretenden hohen Ursprunges dieses Muskels beim Menschen begründet. Es ist allerdings wichtig, dass Gruber unter 41 Objekten 38 mal den Pronator teres vom Processus supracond. entspringen sah: aber der daraus gezogene Schluss eines Bedingtseins des Knochenfortsatzes durch den Muskel

ist ungerechtfertigt, weil der hohe Ursprung des Pronator sekundärer Natur, durch den Processus bedingt sein kann. Und in der That ist bei sehr vielen Säugethieren ein hoher Ursprung des Pronator teres nicht einmal angedeutet, trotzdem die Kanalbildung vorhanden ist: zweitens ist nach GRUBER's eigenen Angaben, wenn auch selten, der Fortsatz beim Menschen ohne gleichzeitige Varietät des Muskels erhalten: drittens endlich entspringt der Pronator teres des Menschen nicht selten hoch, und dennoch ist keine Spur vom Processus supracond. wahrnehmbar etc. *Wir folgern aus diesen Thatsachen auf die nicht unbedingte Abhängigkeit des Knochenfortsatzes von jenem Muskel* und auf die Wahrscheinlichkeit, dass der Proc. supracond. als eine sehr alte Einrichtung, wie alle am Skelette, träge bis zu denjenigen Familien sich forterhielt, wo seine ursprüngliche Bedeutung ganz erloschen ist. Es ist möglich, dass der Pronator teres erst in der jüngeren Ahnenreihe des Menschen durch das Erhalten des zum Epicondyl. med. gehenden ligamentösen Stranges seinen Ursprung proximalwärts ausgedehnt hat. Viele Varietäten des Pronator teres setzen, wie wir sehen werden, das einstmalige Vorhandensein jener Einrichtungen am Skelette voraus[1].

Die Existenz des Processus supracondyloideus kann beim Menschen und bei verwandten Abtheilungen nur dadurch, dass keine nennenswerthe Leistung mehr mit demselben verbunden ist, gefährdet worden sein. Gründe für die Rückbildung des Knochenfortsatzes sind vor der Hand nur vermuthungsweise anzugeben. Ich habe mir darüber folgende Vorstellung gebildet: eine Rückbildung des Processus supracond. konnte erst nach der Einbuße seiner Bedeutung für die Muskulatur eingeleitet werden. Diese Bedeutung ist bei den meisten Säugethieren verloren gegangen, da von dem Processus supracondyloideus mächtige Muskeln weder entspringen noch an ihm sich befestigen. Die direkten Ursachen der Rückbildung können

[1] Der Pronator teres kann, wie es scheint, im Ursprunge selbst über der Stelle, wo der Proc. supracondyloideus gewöhnlich anzutreffen ist, sich befinden. Wenigstens ragt an dem, von NUHN Nr. 23, beschriebenen und in Heidelberg aufbewahrten Präparate der Pronator teres bis zu 9 cm über die Gelenkfläche des Oberarmes, also circa 2 cm höher als der Proc. supracond. für gewöhnlich den proximalen Rand des Muskels bestimmt. Der GRUBER'sche Ausspruch (Nr. 5 pag. 12): »jede andere anomale Vorragung am Oberarme, welche in keinem Zusammenhange mit der Anomalie des M. pron. teres steht, wird in der Regel die Bedeutung und den Namen eines Proc. supracondyl. nicht verdienen«, ist eben so irrig (s. weiter unten), wie die pag. 339 Anm. 1 citirte Ansicht.

rein mechanischer Natur sein, eine derselben sehe ich in der Lage des Nervus medianus und vor Allem der Art. brachialis hinter dem Fortsatze. Diese Weichtheile nehmen von der Achselhöhle, längs des Oberarmes zum Vorderarme bei denjenigen Thieren einen ganz geraden Verlauf, bei denen der Vorderarm in der Pronationsstellung sich befindet und die Volarfläche den Boden berührt, die Beugefläche des Vorderarmes aber nach hinten gewendet ist. In dieser Haltung der Extremität gelangt die Arteria brachialis von der medialen Fläche des Humerus direkt zur Beugefläche des Vorderarmes. Sobald die fixirte Pronationsstellung aufgegeben wird, und die freiere, bis zur vollkommenen Supination ausführbare Beweglichkeit bei den Thieren mit aufrechter Haltung ausgebildet ist, wird der Verlauf der Art. brachialis um den Processus supracond. zum Vorderarme nothwendig eine Krümmung erfahren, die beim Menschen den höchsten Ausdruck findet, da neben der veränderten Vorderarmstellung die langsam sich vollziehende Drehung des Humerus, wie sie von Gegenbaur (Jen. Zeitschr. Bd. IV) nachgewiesen wurde, den Epicondylus medialis humeri und mit diesem den Proc. supracond. noch weiter nach innen und hinten gelangen lässt. Das durch die Verlagerung der Skelettheile beeinflusste Gefäß vertauscht seinen früher geraden Verlauf mit einem unzweckmäßigen, gekrümmten, wie dies beim Menschen unter Umständen thatsächlich ist (siehe Abschnitt II). Ich stelle mir nun vor, dass, da der Processus supracond. bedeutungslos für den menschlichen Organismus geworden ist, das hinter ihm liegende Gefäß durch die stetigen Pulsationen an ihm nagen und ihn völlig zu Grunde richten muss. Diese Annahme ist desswegen nicht sehr gewagt, weil wir in der That mit der Ausschaltung des Proc. supracond. Gefäß und Nerven werden nach vorn rücken sehen (siehe Abschnitt II), was die gegen die hintere Fläche des Processus supracond. wirksame Gewalt der Weichtheile uns zur Anschauung bringt. Einen ähnlichen usurirenden Einfluss der Gefäße auf die Knochen sehen wir allenthalben. Man denke an die normalen Sulci meningei, an die pathologischen Zerstörungen der Wirbelsäule durch ein Aneurysma der Aorta etc. In diesen Verhältnissen liegt meiner Ansicht nach eine Ursache, welche bei der Rückbildung des Process. supracondyl. eine Rolle spielt. Es bleibt aber nicht ausgeschlossen, dass es deren noch andere gäbe.

Das Vorhandensein eines Process. supracondyl. bedingt, wie bereits erwähnt wurde, Lagerungsveränderungen der Arteria brachialis

und des Nervus medianus. Dass die Deutung des verlagerten Nerven als Medianus richtig sei, ist kaum je bestritten worden; indessen ist es selten geglückt, die verlagerte Arterie als Brachialis zu erkennen, da außerordentlich häufig ein gleichzeitig auftretendes und proximal vom Proc. supracond. entstehendes abnormes Gefäß Veranlassung zu Verwechslungen gegeben hat. Dieses hoch entspringende Gefäß gelangt zum Vorderarme, wo es sich auf sehr verschiedene Weisen vertheilt; wir wollen es kurz als Collateralstamm bezeichnen.

Diese beim Menschen als Varietätenkomplex auftretende Einrichtungen erscheinen bei vielen Säugethieren als die Regel[1] und sind daher beim Menschen als atavistische, mithin als alte und fundamentale Einrichtungen zu betrachten. Als solche sind sie nothwendig die Vorläufer der normalen menschlichen Bildungen, und darin liegt zugleich der Grund, warum ich sie zum Ausgangspunkte dieser Mittheilungen wähle. Es entstand dabei die Frage, ob der Modus sich nachweisen ließe, nach welchem das noch sporadisch auftretende primitive Verhalten in das jetzt waltende sich umgebildet habe: daran knüpfte sich die weitere Frage, welche Varietäten lassen sich durch die Umbildung der alten Einrichtungen verstehen? Mit der Lösung dieser Fragen beschäftigt sich dieser Abschnitt. In der Darstellung kann ich mich kurz fassen, weil die Holzschnitte die einzelnen Entwicklungsprocesse wiedergeben, so dass bereits durch die Schilderung der Abbildungen ein Bild in Umrissen entworfen wird, welches ein Jeder bei eigenen Erfahrungen sich leicht wird vervollständigen können.

Die erste Darstellung gebührt den Wandlungen, welchen der hohe Ursprung des Musculus pronator teres unterbreitet ist (hierzu Figur 1—4)[2].

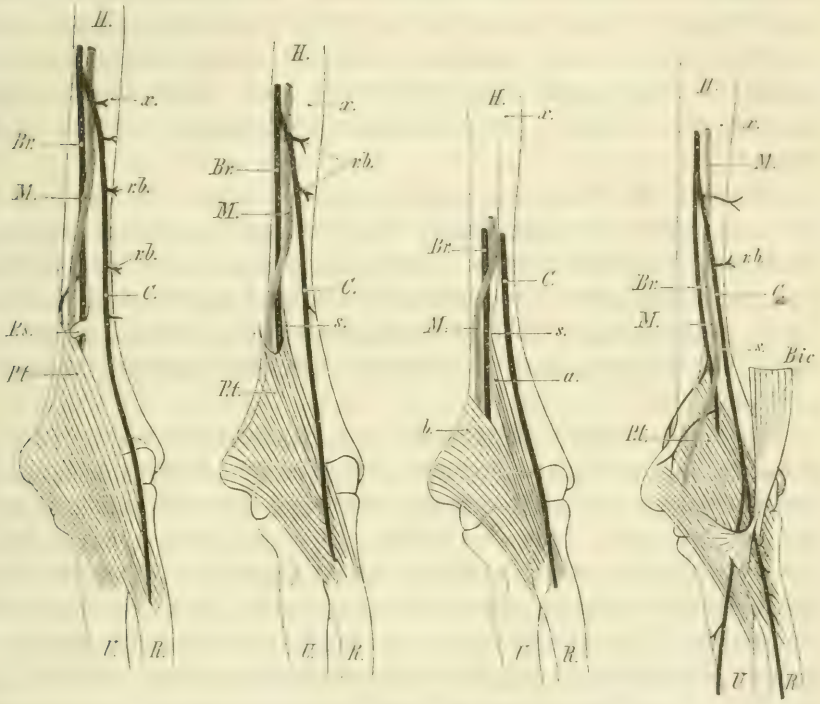
---

[1] Unter den Säugethieren sind es: Monotremen, Marsupialier, Insectivoren excl. Erinaceus, Carnivoren excl. Canis, Hyaeniden, Ursiden), Affen der neuen Welt (s. Flower, Siebold und Stannius Bd. II pag. 486).

[2] Schon im Jahre 1849 hat Gruber eine große Reihe der wichtigsten Abweichungen im Ursprunge des Pronator teres beim Menschen beschrieben und dabei auf die Verlagerung der Arterie und des Nerven aufmerksam gemacht, so dass Neues kaum hinzuzufügen und betreffs des Thatsächlichen auf Gruber's Abhandlung zu verweisen wäre. In dem Aneinanderreihen der Formen jedoch war Gruber weniger glücklich gewesen, indem aus seinen »vollkommenen und minder vollkommenen« Entwicklungsstufen des Muskels keineswegs der innige Zusammenhang der Formen hervorleuchtet. Letzterer kann nur bei gleichzeiti-

Figur 1: Der Processus supracondyloideus ist stark entwickelt. Von seiner Spitze erstrecken sich abwärts zum Epicondylus medialis humeri, aufwärts zum Ligamentum intermusculare mediale derbe Bindegewebszüge. Sie schließen mit dem Processus supracond. und der Humerusfläche ein Foramen supracond. ab. Der Pronator teres kommt in einheitlicher Lage vom Proc. supracond.

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.



Erklärung zu den Figuren 1—4. *H.* Humerus; *x.* Mitte des Humerus; *R.* Radius; *U.* Ulna; *P.s.* Processus supracondyloideus; *s.* Stelle des rückgebildeten Proc. supracond.; *P.t.* Musculus pronator teres; *a.* dessen proximale, *b.* dessen distale Portion; *Bic.* Musc. biceps brachii; *Br.* Arteria brachialis; *C.* Collateralstamm; *r.b.* Arteria musculi bicipit. brachii; *a.r.* Art. radialis; *r.r.* Art. recurr. rad.; *a.i.c.* Art. inteross. comm.; *M.* Nervus medianus.
Dieselben Buchstaben gelten für alle folgenden Figuren. Die Figur 1 und 4 ist nach Gruber, die Figur 2 nach Tiedemann schematisch dargestellt (Nr. 27 Taf. IV Fig. 1. Ähnliches bei Quain Nr. 21 Pl. 37 Fig. 1).

vom Faserstrange und vom Epicondylus medialis her, um so den Canalis suprac. von vorn her zu verschließen. In den Kanal gelan-

---

ger Berücksichtigung der Umbildungen des Processus supracondyl. dargelegt werden, was von Gruber's Seite nicht ausgeführt worden ist.

gen die Arteria brachialis und der Nervus medianus, sie liegen beide Anfangs hinter dem Proc. supracond., dann werden sie vom Pronator teres bedeckt. Die Brachialis geht in das Gebiet der Ulnaris. Der Collateralstamm entsteht proximal von der Mitte des Oberarmes und gelangt in das Gebiet der Radialis.

Durch die Rückbildung des Processus supracondyloideus werden andere Zustände hervorgebracht. Wir sehen in Figur 2 den einheitlichen Muskelbauch des Pronator teres, im Übrigen ähnlich wie in der Figur 1, vom Humerus an der Stelle, wo der Proc. supracond. auf Fig. 1 sich befand, herkommen und mit einem sehnigen oberen Rande die Begrenzung des für Nerven und Gefäß bestimmten Kanales übernehmen. Der Collateralstamm verhält sich wie auf Figur 1 [1].

Fernere Modifikationen werden erzeugt, sofern die auf Fig. 2 nur vom oberen sehnigen Rande des Pronator teres festgehaltenen Weichtheile vorwärts rücken. Entweder gelangen Nerv und Gefäß gemeinschaftlich nach vorn, indem sie den Muskelbauch dabei seiner Länge nach zerlegen: oder es verlagert sich jedes Gebilde für sich, wobei der Pronator dann in mehrere Abschnitte getrennt erscheinen kann.

Hieraus resultiren Verhältnisse, wie sie die Figur 3. in einem Beispiele dargestellt, uns vorführt. Der Pronator teres entsteht mit zwei Portionen. Sie sind getrennt durch den Nervus medianus und die Art. brachialis. Die eine Portion (*a*) kommt vom Humerus her, wo an Stelle des sonst kräftigen Proc. supracond. nur noch eine kleine Knochenerhebung vorzufinden ist: vor ihr lagert der Nerv und die Arterie. Die zweite Portion (*b*) greift vom Epicond. medialis humeri proximalwärts auf den ligamentösen Strang über, welcher in der Fig. 1 zum Proc. supracond. sich erstreckt, hier mit dem Ligam. intermusc. enger zusammenhängt: hinter diese Portion gelangen Gefäß und Nerv. Der Pronator teres kann auch derartig in zwei Portionen zerlegt werden, dass die eine nach vorn rückt und dann von einer derben Fascie des Musc. brachial. int. entspringt, während die distale von dem Sehnenstrange, der mit dem Ligam. intermusc. mediale verwachsen ist, herkommt. An einem Objekte (siehe

[1] Einen ähnlichen Zustand hat Kuhn Nr. 23 Taf. III Fig. 1, nach einem Präparate, welches in der Heidelb. Samml. aufbewahrt blieb, beschrieben. Das Präparat zeigt den Pronator teres 9 cm über das Gelenk distalwärts gerückt. Auch die von Quain Nr. 24 Pl. 36 Fig. 3 u. 4) abgebildeten Formen sind hierher zu rechnen.

pag. 349) mit diesem Verhalten war der Proc. supracondyl. noch als stumpfer Höcker, aber ohne Beziehung zum Pronator teres, erhalten. Hinter dem Fortsatze lag der Nerv. medianus, welcher distal mit der vorwärts gerückten Brachialis zwischen die zwei Muskelportionen gelangte.

Ist der proximale Pronatorabschnitt zu Grunde gegangen, so kommt der Muskel unweit der vermeintlichen Stelle des rückgebildeten Processus supracond. vom Oberarme her. Er kann wiederum in mehrere Gruppen getrennt sein, in deren Lücken das Gefäß und der Nerv vereint oder gesondert hindurchtreten. Ist der Muskel mehr einheitlich, so sehen wir, wie in Figur 4, den Nerv und das Gefäß an die vordere Fläche des Pronator gelangen, um an zwei Stellen in die Tiefe einzudringen. In dem hier abgebildeten Gruber'schen Falle gelangt der Nerv zwischen dem Pronator teres und den oberflächlichen Beugern in die Tiefe. Der Nerv kreuzt wie im normalen Zustande vorn die Arterie, der Collateralstamm entsteht distal von der Mitte des Oberarmes aus der Brachialis. Häufig erhält sich an Stelle der rückgebildeten Pronatorportion eine derbe Bindegewebsmembran, deren Elemente parallel den Muskelfasern verlaufend die Fascie des Musc. brachialis internus verstärken. Von dieser Fascie selbst können, wie erwähnt, vorwärts verlagerte Pronatortheile entspringen[1]. Die Durchbohrung des Pronator teres von Gefäßen und Nerven war bereits Tiedemann und Bourgery bekannt.

Das bleibende Verhalten beim Menschen leitet sich von dem angeführten durch weitere allmähliche Reduktion der proximalen Pronatorportion bis zum Epicond. med. humeri ab. Indem allein die distalen Partien restiren, verlaufen Nerv und Gefäß frei zu deren oberen Rande, dann zur hinteren Fläche des Pronator teres.

Für die betreffenden Varietäten gewinnt durch die Berücksichtigung des verlagerten Nerven und der Arterie die Meinung festeren Boden, dass die in Figur 2—4 gegebenen Zustände des Pronator

[1] Gruber Nr. 13 pag. 267 beschreibt als abgelöste Bündel des Brachialis internus, welche zum Radius und zum Pronator teres gehen, Gebilde, welche wahrscheinlich nichts Anderes gewesen waren als Pronatortheile, von der Fascie der Brachialis internus entspringend. Es heißt »Ursprung mittels eines brückenförmigen über Gefäß und Nerven ausgespannten aponeurotischen Blattes vom Ligam. intermusc. med.« Das passt ganz auf die hier geschilderten Pronator-Abnormitäten, denn Nerv und Gefäß gingen durch das Loch zwischen hohem Pronator und Gruber's vermeintlicher Brachialisportion hindurch.

teres von denjenigen in Figur 1 mit dem Process. supracondyl. versehenen abgeleitet werden müssen. Denn es würde, wollte man den umgekehrten Bildungsgang annehmen, unerklärt bleiben, unter welchen Bedingungen Gefäß und Nerv allmählich nach innen und hinten, bis hinter den Processus supracondyl., verlagert werden konnten, vorausgesetzt also, dass der Pronator teres von Zuständen der Figur 4 zu solchen auf Figur 1 sich entwickelt hätte. Das Hauptkriterium für unsere Auffassung bleibt aber darin bestehen, dass die Lage des Nerven und des Gefäßes hinter dem Fortsatze als eine alte und überkommene Einrichtung für die Beurtheilung der weiter vorn befindlichen Lage den Ausgangspunkt abgeben muss.

Die Verlagerung nach vorn, eingeleitet durch die Rückbildung des Processus supracondyl., bedingt nothwendig das Eintreten des Gefäßes und Nerven in den Pronator teres und dessen Zerklüften in mehrere Portionen. Sehr wahrscheinlich hängt damit überhaupt die Reduktion der proximalen Muskeltheile zusammen. Sicher fehlt jener Ansicht jeder feste Boden, nach welcher der Pronator teres aufwärts bis zur Stelle des Process. supracondyl. wanderte, um letzteren dann als Muskelhöcker zu erzeugen. Der Pronator teres hat den hohen Ursprung vielleicht erst zu einer Zeit erlangen können, in welcher ein Canalis supracondyloideus bereits bestand.

Die Transformationen des Musc. pronat. teres in der Entwicklungsgeschichte des Menschen erscheinen uns vielgestaltig: denn zuerst sehen wir den Muskel proximalwärts gerückt, wobei die knöcherne Begrenzung des Canal. supracondyl. als Ursprungsfläche benutzt wurde. Darauf erleidet nach der Rückbildung des knöchernen Kanales und des Proc. supracond. auch der Pronator teres in seinem proximalen Abschnitte eine Reduktion, welche vielleicht durch eine kompensatorische Ausbildung des distalen Abschnittes ausgeglichen wurde.

Mit der Rückbildung der Knochenleisten und des Pronator teres stehen in innigem Zusammenhang die Verlagerungs-Varietäten der Arteria brachialis und des Nervus medianus. Es findet also hier eine Reihe von organischen Veränderungen ihre Erklärung, wenn man sie in gehöriger Weise zusammen betrachtet, deren einzelne Glieder uns aber unverständlich bleiben, wenn wir sie für sich betrachten wollen.

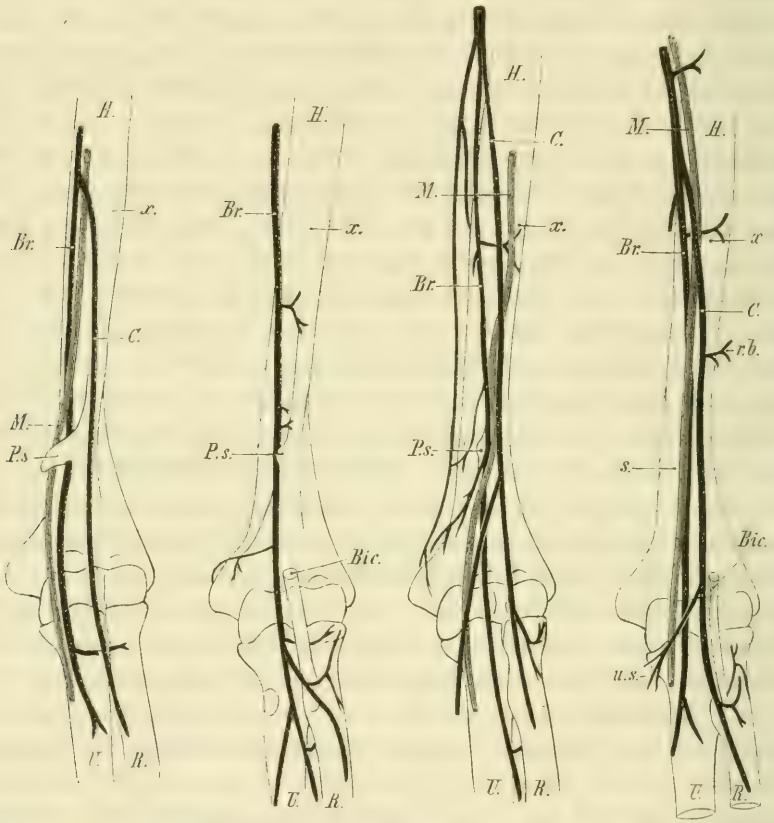
II.

Den im Abschnitt I geschilderten Formen reihen sich diejenigen unmittelbar an, bei welchen die Arteria brachialis und der Nerv. medianus unter der Reduktion des Process. supracondyl. und ohne Komplikationen von Pronator-Varietäten aus der abnormen in die normale Lage übergeführt werden. Der Process ist in den Figuren 5, 6, 7 und 8 bildlich dargestellt worden. Die Arteria brach. ist an ihrer vorderen Fläche stets vom Medianus gekreuzt und liegt nach der Kreuzung lateral vom Nerven. Daran ist sie im Gegensatz zu anderen Gefäßstämmen leicht zu erkennen, so variabel sie selbst in ihrem Endgebiet am Vorderarme auch sein mag. Auf Fig. 5 lagert die Arterie und der Nerv hinter dem mächtigen Proc. supracondyl.; auf Fig. 6 sieht man das Gefäß noch an die mediale, vordere Fläche des Humerus von dem kurzen Fortsatze befestigt. Das Vorhandensein des letzteren setzt ein Hindernis für die Verlagerung der hinter ihm befindlichen Theile. Lebouco (Nr. 21) irrt bei einer jüngst gegebenen Beschreibung eines derartigen Falles, wenn er sagt: »Il n'existe pas d'artère humérale proprement dite.« Die hinter dem Proc. gelegene Arterie ist das Humeralgefäß.

Auf der Fig. 7 ist der Proc. supracond. noch als eine kleine Prominenz wahrnehmbar; der Medianus und die Brachialis sind aber bereits an die vordere Fläche des Humerus gelangt und liegen hier vor dem Musc. brachialis int. Es ist von mir wiederholentlich beobachtet, dass, wo der Proc. supracondyloideus als Rudiment erhalten ist, der Nerv seine Lage hinter jenem beibehält, indess die Arteria brachialis nach vorn gerückt ist. Ein solches Verhalten konnte ich noch kürzlich an einem Objekte beobachten, an welchem außerdem in der Mitte des Oberarmes ein Ast aus der Brachialis entstand, der vor dem Nerv zum Musculus biceps brachii gelangte und als Rest des Collateralstammes gedeutet werden musste (siehe pag. 368). An dem Präparate endlich, welches die Figur 8 bildlich darstellt, ist von dem Proc. supracondyl. keine Spur mehr vorhanden, der Medianus und die Brachialis liegen wie im normalen Zustande an der vorderen Fläche des Musc. brachialis internus. Die Collateralstämme entspringen auf Fig. 7 und 8 proximal von der Humerusmitte. Es steht die Beobachtung nicht vereinzelt da, dass trotz des fehlenden Fortsatzes beide Gebilde, Arterie und Nerv, die ursprüngliche Lage beibehalten haben und in einem scheinbar

unmotivirten geschlängelten Verlaufe, an der Stelle, welche der Process. supracondyl. einzunehmen pflegt, in den Musc. brachialis int. eingelagert die innere Humerusfläche aufsuchen. Sie liegen dann dem Ligam. intermusc. eng an. Von der linken Extremität eines Individuums, dessen rechter Oberarm einen wohlausgebildeten Fort-

Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.



Erklärung zu den Figuren 5—8. — Bezeichnung wie in Fig. 1—4. — Fig. 5 nach dem Präparate Nr. 876 der alten Heidelberger Samml. (s. Tiedemann Nr. 27 Taf. XLVII Fig. 1). — Fig. 6 schemat. nach dem Präpar. der Heidelb. Samml. 1882 Nr. 55. — Fig. 7 schemat. nach dem Präpar. der alten Heidelb. Samml. Nr. 54. — Fig. 8 schemat. nach dem Präparate der Heidelb. Samml. 1881 Nr. 57.

satz mit Verlagerung der Weichtheile trägt, ist dies beispielsweise auf Fig. 10 *l* dargestellt. Wir dürfen hier, in Rücksicht auf die anderseitige Extremität mit Sicherheit aus der Lage der Arterie und des Nerven auf einen vorhanden gewesenen Knochenfortsatz schließen. Wir dürfen ferner hierher alle Beobachtungen zählen, wo die Art. brachialis und der Nerv einen medialwärts konvexen

Bogen beschreiben und an dem Platze lagern, wo sonst der Processus sich befindet bei Quain Nr. 24, bei Gruber Nr. 6 und bei Anderen finden sich derartige Beobachtungen; Krause [Nr. 18 pag. 167] beurtheilt letztere richtig).

Einen ähnlichen Vorgang, bei welchem eine Arterie erst durch die Rückbildung von Knochentheilen in die spätere normale Lage geräth, sehen wir z. B. bei der Art. subclavia verwirklicht. Beim Vorhandensein der siebenten Halsrippe befindet sich die Subclavia noch auf dieser, bei deren Rückbildung kommt sie auf die erste thoracale Rippe zu liegen vgl. Krause Nr. 19 pag. 249).

Das Charakteristische für die bisher aufgeführten Zustände besteht darin, dass aus dem engen Connexe der Varietäten am Knochen, Muskel, Gefäß und am Nerven der Pronator teres und der Processus supracondyloideus sich zuerst herauslösen, dass dann die Arteria brachialis so wie der Nervus medianus folgen. Der Zusammenhang des Geschilderten, zuweilen noch direkt nachweisbar, wird schließlich da gänzlich verwischt, wo die Brachialis und der Medianus, nicht mehr vom Knochenfortsatze oder von Bindegewebe festgehalten, in die als normal bekannte Lage übergehen. Die letzte Thatsache drückte uns die Unzweckmäßigkeit der Gefäß- und Nervenlage an der medialen Fläche des Humerus aus, wie dies im Abschnitte I des Näheren erörtert wurde. Auf diese unzweckmäßige Lage der Brachialis muss nun, wie ich glaube, noch eine Reihe anderer Erscheinungen bezogen werden, die darin bestehen, dass, sobald der Processus supracondyloideus erhalten bleibt, eine Rückbildung der Arteria brachialis beim Menschen unter gleichzeitiger Ausbildung collateraler Bahnen eingeleitet werden kann.

Die Collateralgefäße wählen dann einen mehr nach vorn gelagerten Verlauf, welchen wir sonst die normale Brachialis einschlagen sehen, so dass in dieser Wahl wiederum der Ausdruck für die Zweckmäßigkeit der Gefäßlage an der vorderen Humerusfläche erblickt werden muss; es ist auch hierdurch der veränderten Organisation in der oberen Extremität des Menschen Rechnung getragen.

Näheres über die Rückbildung der Arteria brachialis liefert der folgende Abschnitt.

III.

Die Rückbildung der Arteria brachialis bei dem Vorhandensein eines Processus supracondyloideus geschieht unter kompensatorischer Ausbildung des Collateralstammes. Man überzeugt sich, dass, wenn die passenden Objekte neben einander gestellt werden, das Kaliber der Arteria brachialis in dem Maße verringert wird, als der Collateralstamm einen oder mehrere der drei Endäste der Brachialis am Vorderarme übernommen hat. Das Gebiet der Arteria radialis wird in der Regel der Brachialis zuerst abgenommen, dann dasjenige der Arteria ulnaris und endlich das der Arteria interossea communis. Die dem Collateralstamme übertragenen Gefäße sind entweder als die gleichen des Vorderarmes oder als neue, dem Grundplane der Vertheilung aber genau entsprechende zu erkennen. Die Arteria ulnaris bietet häufig ein eigenes Verhalten dar, indem es zur Ausbildung eines oberflächlichen Gefäßes kommt, welches an allen Stellen, die zwischen der Mitte des Vorderarmes und der Hand sich befinden, in das Gebiet der gewöhnlichen Art. ulnaris sich ergießen kann (vgl. hierüber Gruber Nr. 10).

Auf Figur 6 stellt die Arteria brachialis das alleinige Gefäß des Oberarmes vor. Sie liegt hinter dem Processus supracondyloideus und theilt sich am Vorderarme in die Arteria radialis und die Art. interossea-ulnaris.

An dem auf Figur 5 bildlich dargestellten Objekte ist das Kaliber der Brachialis von der Mitte des Humerus an um die Blutmenge, welche der Radialis zukommt, vermindert: denn der Collateralstamm setzt sich in die Radialis fort. Er entsteht proximal von der Mitte des Oberarmes, er unterscheidet sich von der Brachialis durch die Lagerung vor dem Nervus medianus. Diese Gefäßvertheilung ist beim Vorhandensein eines Processus supracondyl. oder beim Bestehen von Einrichtungen (z. B. eines hohen Ursprunges des Musculus pronator teres), welche auf dessen einstmalige Existenz hindeuten. eine typische. Sie ist persistent bei vielen Säugethieren. Vom Menschen ist sie auf Figur 1—3 dargestellt. Das gleichzeitige Auftreten eines Proc. supracondyl., eines hoch entstehenden Pronator teres und einer »hoch entstehenden« Arteria radialis beschrieb Gruber (Nr. 6 pag. 134) und Andere. Burns (1809) beobachtete den Processus supracondyl. dreimal und behauptet, denselben ohne die hohe Radialis niemals gesehen zu haben.

Auf der Figur 9 ist dargestellt. wie der Collateralstamm erstens

durch eine Anastomose im Ellbogengelenke mit der Brachialis, einen Theil der Blutzufuhr zum Vorderarme durch die Arteriae ulnaris und interossea communis, und zweitens das ganze Gebiet der Radialis der Arteria brachialis abnimmt. Demgemäß ist die Brachialis zu einem gracilen Stamme umgewandelt und steht an Mächtigkeit dem Collateralgefäße nach. Die betreffende Anastomose oder eine ähnliche kann an anderen Objekten mit dem Gebiete der Arteria ulnaris engere Beziehungen eingegangen sein und dasselbe schließlich ganz übernommen haben, so dass dann die Arteria brachialis nur in das Gebiet der Arteria interossea sich fortsetzt. Letzteres findet auch bei der Ausbildung einer oberflächlich verlaufenden Arteria ulnaris statt, welche von dem Collateralstamme in ähnlicher Weise sich zu entwickeln scheint, wie es Gruber von der Arteria brachialis gelehrt hat (vgl. Figur 4 und 7).

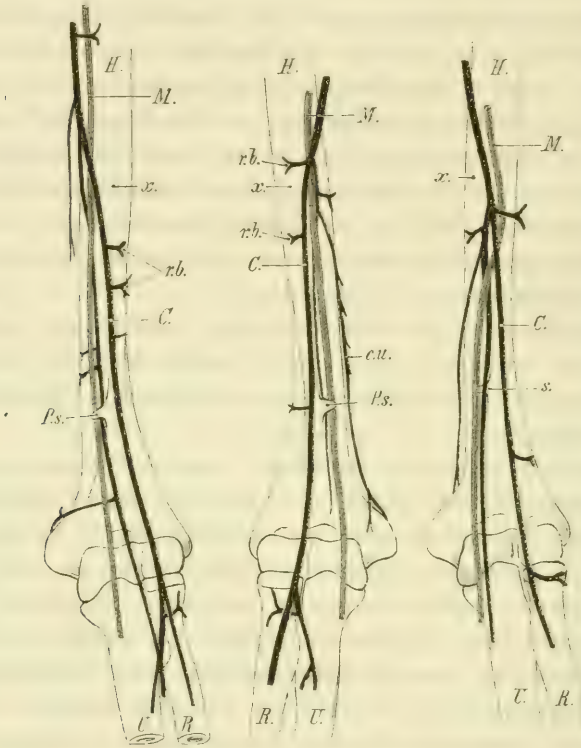
Schließlich reiht sich hier derjenige Zustand an, welcher auf Figur 10 *r* zu sehen ist. Der Collateralstamm entsteht proximal von der Humerusmitte und giebt jenseits des Gelenkes alle Gefäße für den Vorderarm ab.

Die Arteria brachialis ist distal von der Humerusmitte bis zum Abgange der Art. collat. uln. sup. ein etwas ansehnlicherer Stamm; dann verläuft sie aber als ein zartes Gefäß in regelrechter Lage zum N. medianus hinter den Proc. supracond., um sich als Muskelast des Brachialis internus zu verlieren. Sie bleibt bis circa 3 cm proximal vom Gelenke verfolgbar. Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Art. brachialis beim Erhaltensein eines Processus supracondyl. ganz und gar aus dem Kreislaufe eliminirt werden kann. Derartiges ist mir jedoch weder zur eigenen Beobachtung gekommen, noch habe ich mit Sicherheit aus fremden Beobachtungen darauf schließen können. Voraussichtlich wird bei der Reduktion eines distalen Abschnittes derjenige Theil der Brachialis sich stets erhalten, welcher zwischen dem Abgange des Collateralstammes und der Arteria collat. ulnaris sup. sich befindet, falls die letztere überhaupt distal von den ersteren aus der Brachialis hervorkommt. Die reducirte Brachialis wird von der Collateralis ulnaris sup. sich unterscheiden lassen, weil letztere in der Regel den Weg hinter dem Ligam. intermusculare mediale aufsucht und dadurch von dem Medianus sich entfernt.

Die vorgeführte Serie von Thatsachen liefert uns ein eklatantes Zeugnis über das konservative Moment in den Lagerungsbeziehungen der Nerven zu Nachbartheilen und über die große Wandelbar-

keit in den Gefäßen, welche auf Grund der Ausbildung collateraler Bahnen erfolgt. So sahen wir die Art. brachialis und den Nerv. medianus Anfangs zusammengelagert, späterhin den Verbleib des

Fig. 9. Fig. 10 *r*. Fig. 10 *l*.



Erklärung der Figuren 9, 10*r*, 10*l*. Die Bezeichnungen sind die gleichen wie in den früheren Figuren. *c.u.* Art. collateral. super. — Fig. 9 stellt die Verhältnisse des Präparates der Heidelb. Samml. (1882 Nr. 59) dar. — Fig. 10*r* und 10*l* giebt die Verschiedenheiten des Proc. supratr. der Lage und der Ausbildung der Brachialis des rechten und des linken Armes eines und desselben Individuums wieder. (Präparate: 1882 Nr. 62 und 1882 Nr. 63 der Heidelb. Samml.)

Nerven an der nämlichen Stelle, während die Brachialis, durch ein funktionell gleichwerthiges, morphologisch jedoch ganz verschiedenes Gefäß ersetzt, vom N. medianus sich entfernte.

Alle diejenigen in der Litteratur beschriebenen und abgebildeten Objekte, bei denen es sich um einen Proc. supracondyloideus und um Gefäße handelt, welche hinter jenem liegen, fallen in diesen Abschnitt. Es entspricht dem Zwecke der Arbeit durchaus nicht, alle Einzelbeobachtungen zu erwähnen. Das Verzeichnis der Autoren findet man in den Lehrbüchern aufgeführt. Die von Gruber, Barkow und Krause vertretenen Anschauungen hingegen verdienen an dieser Stelle erwähnt zu werden, da in ihnen theils summarische Beobach-

tungen theils Betrachtungen an den Thatbestand geknüpft sind. Gruber Nr. 5 und 6 hat unter 41 beobachteten Fällen 38 mal den Canalis supracond. durch den Pronator teres abgeschlossen gefunden. Jedes Mal war der Medianus vom Gefäß begleitet. In den drei übrigen Fällen verlief das Gefäß weiter nach vorn, und war wahrscheinlich ein Collateralstamm, während die eigentliche Brachialis (darüber erfahren wir nichts Genaueres) entweder ganz oder theilweise rückgebildet gewesen sein musste. Die Reduktion des Kalibers der Brachialis, bedingt durch die Ausbildung des Collateralstammes, wird eine verschieden hochgradige bei den 38 anderen Objekten gewesen sein, nach Maßgabe der Verzweigungen am Vorderarm.

Barkow Nr. 2 Einleit. pag. LIX) stellt die Verschiedenheiten zusammen, welche die durch den Canalis supracond. hindurchtretenden Gefäße darbieten und bestimmt durch das Aufzählen, wie diese Gefäße am Vorderarm sich verzweigen, ihre mannigfaltigen Ausbildungsgrade. Die Identität der Gefäße mit der Art. brachiales ist nicht erkannt worden. Barkow stellt vier Formen auf: 1. Der Nerv. median. geht allein durch den Kanal, ohne von einem der größeren Arterienstämme begleitet zu sein; 2. der Nerv. med. und die Art. brachio-interossea, 3. der Nerv. med. und die Art. brach.-int.-ulnar., 4. der Nerv. med. und die Art. brach. selbst verlaufen durch den Kanal. Dass Barkow das Wesentliche der Formen unverständlich geblieben ist, geht am besten aus seinen eigenen Worten hervor, wenn er sagt: »bei der unter 1. aufgeführten Bildung findet ein veränderter Gefäßlauf nicht statt«. Barkow hat also den Collateralstamm für die Brachialis angesehen.

Krause (Nr. 18 pag. 168 und Ähnliches Nr. 19 pag. 260) spricht sich in sehr prägnanter und konsequenter Art über eine Art der Wandlungen der Art. brachialis aus. Er sagt: »Wenn die Aa. rad. und ulnaris beide hoch entspringen, so wird das übrig bleibende, den Verlauf der Art. brach. einhaltende Gefäß gewöhnlich als hoch entstandene Art. interossea comm. bezeichnet. Auf die absoluten und relativen Dimensionen kommt aber gar nichts an, da dieselben von zufälligen Umständen abhängig sind: maßgebend sind einzig und allein die Lageverhältnisse. Desshalb ist es nicht richtig, von einer hoch entstandenen Art. interossea comm. zu reden: es ist die Art. brach. selbst, deren Verlauf die sogenannte Art. interossea comm. einhält, deren Äste am Oberarm sie abgiebt, und die also nur in ihrem Durchmesser sehr reducirt ist.« Diese von Krause ausgesprochene Ansicht ist ganz die unserige, und angewendet auf die Komplikation durch einen Proc. supracond. führt sie zu der Aufstellung der sub III aufgeführten Formenreihe bis zur gänzlichen Rückbildung der Art. brachialis. Eine Anschauung, wie sie Krause vertritt, kann nur aus der Beobachtung einer fortlaufenden Reihe gewonnen sein und verbreitet desshalb Licht über viele Thatsachen. Eine ähnliche fruchtbare Vorstellung von dem Zusammenhange der Formen gewann Gruber in seiner Arbeit über die Art. plicae cubiti., indem er eine Reihe von Formen zwischen hochgradiger Ausbildung der Art. ulnaris superficialis mit winzigen Gelenkästen nachwies. Auch Baader (Nr. 1) ist von dem Gedanken geleitet, dass bei der Prüfung einer größeren Anzahl von Objekten Zwischenstufen leicht sich finden lassen werden, die zu geschlossenen fortlaufenden Reihen führen. In dem Hinweise auf den Zusammenhang der Dinge und auf die Anklänge an Thiertypen liegt ein Verdienst, welches jedoch, wie ich glaube, nicht in gleicher Weise durch strengen Nachweis auch nur einer Formenreihe erworben worden ist. Das liegt z. Th.

in der irrigen Annahme eines Netzwerkes des Gefäßsystemes im Thierreiche als Grundform, aus welcher alle denkbaren Modifikationen abzuleiten seien. Der Arbeit Baader's kann nur ein geringer Anspruch auf Förderung unserer Anschauungen über Gefäßvarietäten zugestanden werden.

IV.

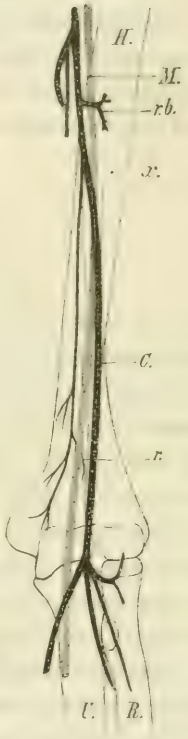
Ein nicht geringeres Interesse als die bisher zusammengestellten Thatsachen beanspruchen wegen ihres engen Anschlusses an jene, diejenigen Zustände, bei welchen die Arteria brachialis unter gleichzeitiger Rückbildung des Processus supracondyloideus und unter Ausbildung des Collateralstammes für den Vorderarm aus dem Kreislaufe ausgeschaltet wird. Das Einreihen von Thatsachen in diese Kategorie kann größere Schwierigkeiten darbieten, als es bei den früheren der Fall war, da der eigentliche Stamm der Brachialis bei dem Mangel eines Processus supracondyloideus erstens durch Verlagerungen nach vorn und zweitens durch seine Nebenäste unkenntlich werden kann. Wenn die Ansicht, zu deren Aufstellung wir uns berechtigt glaubten, richtig ist, dass die Rückbildung der Arteria brachialis durch den Processus supracondyloideus bedingt wird und diejenige des letzteren durch die Arterie, so müssen wir für die in diesem Abschnitte behandelten Erscheinungen annehmen, dass die Rückbildung beider Gebilde gleichzeitig vor sich ging.

Der Process der doppelten Rückbildung wird durch Zustände eingeleitet, wie sie in Figur 10 *l* sichtbar sind. Die Art. brachialis ist durch den Vergleich mit der rechten Extremität (Fig. 10 *r* und durch die Lagerung zum Nervus medianus, ferner durch die Lage beider an der Stelle, wo rechts der Proc. supracond. sich erhalten hat, links aber zu Grunde ging, in ihrer wahren Natur ohne Weiteres zu erkennen[1]. Sie hat hier bereits ihren Werth als alleiniges Gefäß für den Vorderarm eingebüßt, da dicht unter der Mitte des Oberarmes der Collateralstamm entsteht und das Gebiet der Art. radialis übernommen hat. Es ließen sich wohl unter den vielen fremden Beobachtungen, wenn die Nerven immer berücksichtigt worden wären, einige ausfindig machen, welche an unsere anknüpfen und die Reihe

[1] Die von Krause (Nr. 19 pag. 205) ausgesprochene Ansicht, dass das Studium der Kombinationen von Gefäßvarietäten beider Körperhälften für deren Verständnis von Bedeutung zu werden verspricht, scheint mir unter vielen anderen der auf Fig. 10 abgebildete Fall zu erhärten (vgl. Abschnitt X).

vervollständigen würden, welche wir in der Darstellung mit Zuständen beschließen müssen, wie sie Figur 11 darstellt. Ähnliche Verhältnisse habe ich öfter zu beobachten Gelegenheit gehabt: die Verschiedenheiten des Beobachteten bestanden in dem Grade der Rückbildung der Arteria brachialis und verdienen keine weitere Erwähnung. In allen Fällen gelangte die Brachialis nicht über den Oberarm hinaus und war relativ nur bis dahin stark, wo die Art. collateralis ulnaris superior entstand. Entsprang letztere aber proximal von der Abgangsstelle des großen Collateralstammes, so mochte die Brachialis von jener Stelle an vollständig zu Grunde gegangen sein, woraus eine nachher zu besprechende Form sich ergiebt.

Fig. 11.



Erklärung zur Figur 11. Bezeichnung wie früher. — *r.* Muskelast für den Brachialis internus, stellt vielleicht das Ende der Brachialis vor. — Die Darstellung ist von einem Präparat der alten Heidelberger Sammlung (A. S. Nr. 53) hergenommen.

In dem Falle, welcher als Beispiel auf Fig. 11 sich vorfindet, entsteht unmittelbar unter der Humerusmitte der Collateralstamm, welcher als eigentliche Fortsetzung der Brachialis die Arteriae recurrens radialis, radialis, ulnaris und interossea hervorgehen lässt. Die Brachialis verläuft von der Abgangsstelle an als ein zarter Gefäßstrang gerade abwärts und gelangt mit einem feinem Aste (*r.*) hinter und dann lateral vom Nervus medianus zum Musculus brachialis internus. In diesem Zweige könnte man die letzte Fortsetzung der Brachialis erkennen. Die anderen feinen Äste verzweigen sich über der Trochlea und in der Gegend des Epicondylus medialis humeri als Art. collat. ulnaris inferior.

Sobald die auf Figur 11 noch in Resten erhaltene Brachialis ganz verschwindet, werden wir den großen Collateralstamm als das einzige Oberarmgefäß antreffen, das sich nur durch die Lage zum Nervus medianus von der normalen Brachialarterie unterscheiden lässt. Alle diejenigen Beobachtungen, bei denen das Gefäß etwa in der Mitte des Oberarmes vor den Nerven gelangt, gehören hierher. Tritt hingegen die Kreuzung von Arterie

und Nerven weiter proximal ein, so können wir im Zweifel darüber bleiben, ob die Zustände nicht einem anderen Typus angehören, von welchem weiter unten die Rede sein wird. Die einfache Thatsache der genannten Verlagerung des Hauptgefäßes am Oberarme war bereits Velpeau, Blazina, Gruber, Schwegel und Anderen s. Krause Nr. 19 pag. 259) bekannt.

Eine weitere Formenreihe dürfen wir aus dem innigen Connexe mit den früheren Thatsachen nicht herauslösen, ohne eine ganz neue, gezwungene Erklärung für dieselbe zu geben. Es ist diejenige Formenreihe, deren letztes Glied die von Alters her bekannte Inselbildung darstellt. Hiervon handelt der folgende Abschnitt.

V.

Die Inselbildung der Brachialis besteht darin, dass das Gefäß an einer Stelle des Oberarmes in zwei gleich starke Äste sich spaltet, welche nach Abgabe kleinerer Seitenäste oder ohne Entsendung dieser in der Regel vor dem Ellbogengelenke sich wieder vereinigen. Aus dem vereinigten Stamme entstehen dann die Arterien des Vorderarmes.

Die Inselbildung muss in einfacheren Zuständen ihre Vorläufer gehabt haben. Sie ist am Oberarm selten und ist, wie so manche andere Formen, als Curiosum betrachtet worden. Man kann sie auf zwei Weisen zu Stande gekommen sich vorstellen, wobei wir von der Annahme einer Längsspaltung der Brachialis in zwei Gefäße gänzlich absehen, da eine solche durch nichts begründbar ist. — Die beiden Entstehungsarten stimmen in der Ausbildung collateraler Bahnen überein: bei der einen hätte die collaterale Bahn, ohne je andere Beziehung gehabt zu haben, ohne Umschweife zur Inselbildung geführt: bei der anderen Entstehung hingegen hätte die collaterale Bahn Anfangs andere funktionelle Bedeutung gehabt, um dann auf Umwegen eine Form anzunehmen, welche man Inselbildung zu nennen beliebte. Wir wollen die erste Entstehungsweise die direkte, die zweite die indirekte nennen. Zur Klärung des Sachverhaltes seien im Voraus einige Ergebnisse der Untersuchung erwähnt. Von den beiden Schenkeln der Insel entspricht der eine der Arteria brachialis, der andere einem collateralen Aste. Die Homologie des einen Schenkels mit der Art. brachialis wird durch

die Lagerung zum Nervus median. dargelegt, die Übereinstimmung des andern Schenkels mit einem collateralen Aste durch später zu berücksichtigende Momente.

Lässt sich aber der eine Arm der Insel als die Arteria brachialis deuten, also als ein primäres Gefäß, so liegt der Schwerpunkt der Frage nach der Genese der betreffenden Einrichtung auf der Erkenntnis der Veränderungen des Collateralstammes. Ist nun der collaterale Ast direkt entstanden? Wir verneinen dies, weil wir erstens keinen solchen direkten Weg zur Inselbildung kennen und zweitens weil wir den physiologischen Grund nicht einsehen, aus dem ein collateraler Längsstamm sich neben einer normalen Art. brachialis ausbilden könnte, nur um in gleicher Leistung jene zu unterstützen. Überall, wo gleichartig funktionirende Gebilde neben einander sich befinden, sehen wir im Gegentheil eine Art von Wettstreit unter ihnen auftreten, welcher dem einen den Untergang bereitet, dem anderen zur weiteren Ausbildung verhilft.

Es kann ja allerdings irgend wo verwirklicht sein, dass die Entstehung einer Gefäßinsel ziemlich direkt zu Stande kam: aber dann müssen auch Gründe dafür beigebracht werden. Diese Gründe können unmöglich in dem Gefäße, welches wir uns in so unmittelbare Abhängigkeit von anderen Theilen gesetzt vorstellen, selbst liegen; sondern sie können nur in der Einwirkung der Nachbarschaft auf jenes gesucht werden. Mit anderen Worten: ein Nebengefäß kann sich nicht entwickeln, nur um eine Insel zu bilden, sondern die Form einer Insel im Gefäßsystem entsteht irgend wo, nachdem ein Nebengefäß aus näher zu erörternden Gründen allmählich eine hochgradige mit dem Hauptgefäße rivalisirende Ausbildung erhielt, um durch Anastomosen mit dem letzteren eine Insel vorzustellen. Diese Entstehungsart ist aber eine indirekte, sie kommt auf Umwegen zu Stande und ist desshalb am Oberarme so wie an anderen Arterienstämmen ein höchst seltenes Vorkommen; wir können sie als eine Abart von Gefäßbildung betrachten.

Krause (Nr. 18 pag. 168, Nr. 19 pag. 263) erklärt die Inselbildung der Gefäße auf folgende Weise: aus einem ursprünglichen Röhrensysteme, welches die Organe auf das Vollständigste durchdringt, erweitern sich einzelne bestimmte Theile des Maschenwerkes. Es entstehen so größere und kleinere Arterien im Gegensatze zu den übrigen Maschen, den Kapillaren: »Wenn nun einzelne benachbarte oder ferner gelegene Maschen sich stärker erweitern, während diejenigen, bei denen dies gewöhnlich der Fall ist, zurückbleiben, oder

ganz obliteriren, durch Blutgerinnung verstopft werden etc., entstehen abnorm verlaufende vikariirende Arterien. Am einfachsten ergiebt sich das Verhältnis aus der Inselbildung: eine Arterie theilt sich in zwei mitunter gleich weite Äste, die sich nach kurzem Verlaufe gewöhnlich unter spitzem Winkel wieder vereinigen, ganz wie sie sich getrennt hatten.« KRAUSE führt die Inselform auf Rami anastomostici zurück; auch BAADER Nr. 1 pag. 34 hält dafür, dass die Spaltung eines Gefäßes und die wieder erfolgende Vereinigung, welche in höherer Form zum Rete mirabile führe, die einfachste Form von Gefäßanastomosen seien. Wir können jedoch diese Erklärung für die Inselbildung im Gebiete der Art. brachialis nicht gelten lassen. Denn die oben angeführten Gründe sind hiergegen anzuführen. Ferner zweifeln wir an der Richtigkeit der Thatsache, dass ursprünglich ein gleichmäßiges Röhrensystem die Organe durchdringe und sich in diesem erst einzelne bestimmte Theile zu größeren Gefäßen erweitern; wir sind vielmehr der Ansicht, dass gewisse Bahnen sich früher anlegen als andere, wozu auch die Arteria brach. gehört. Auch glauben wir nicht daran, dass gewisse Bahnstrecken durch Blutgerinnung etc. so ohne Weiteres verstopft werden und andere sich ausbilden. (Warum kommt derartiges nicht im Gehirn, Auge, in der Lunge etc. vor, wo sofort eingreifende Störungen die Folge sein müssten?) Wo liegt der Nachweis für jene Annahme? Aber selbst dies Alles zugegeben, wie kann in der so seltenen Inselbildung das einfachste Verhältnis des Entstehens abnorm verlaufender vikariirender Arterien gegeben sein? (Siehe SCHWEGEL's Ansicht über die Inselbildung auf pag. 364).

Die nähere Begründung unserer Anschauung von der Inselbildung coincidirt mit der Darstellung einer Formenreihe, welche ihren Anfang bei den früher erörterten Zuständen, ihr Ende bei der Inselbildung selbst findet. Der Grundplan der Inselbildung findet sich bereits an Präparaten mit wohl ausgebildetem Proc. supracondyloideus und mit der Brachialis-Verlagerung vor. Auf der Fig. 9 z. B., wo beide Zustände vorhanden sind, verlässt die Art. brachialis die hintere Fläche des Proc. supracondyloideus und gelangt zur vorderen. Vor der Tuberositas radii vereinigt sie sich mit dem Collateralstamme, welcher wie in allen bisher besprochenen Objekten etwa in der Mitte des Oberarmes aus der Art. brach. entsteht und vor dem Nerv. medianus lateral- und abwärts sich begiebt. Dicht unterhalb des Ellbogengelenkes geht die Art. radialis vom Collateralstamme ab, während der Endtheil zur Art. brachialis gelangt, um

sofort nach der Vereinigung in die Art. ulnaris und interossea communis sich zu spalten. Eine Insel ist hier in der That durch die Brachialis und den Collateralstamm gebildet. Beide Arterien stellen die Umfassung der Insel vor: aus der einen entstehen natürlich die Äste der Art. brach. Art. collat. uln. inf. etc., aus der anderen die Äste zum Muse. biceps brachii und die Art. radialis.

Sobald die hier in den Gefäßbahnen auftretenden Einrichtungen erhalten bleiben, die früher genauer geschilderten Reduktionen des Processus supracond. sich aber vollziehen, wodurch die Art. brachialis und der Nervus medianus an die vordere Fläche des Humerus gelangen, erhalten wir Formen, wie sie auf der Figur 12 dargestellt worden sind. Wir sehen dann die Art. brachialis in normaler Lage zum Nerven und zum Oberarm den Vorderarm erreichen, wo sie wiederum mit dem an der gleichen Stelle des Oberarmes entstehenden Collateralstamme sich vereinigt: die Insel ist ganz eben so wie im ersteren Falle gebildet. Es entstehen auch hier gleiche Nebenäste von den Armen der Insel, von dem Collateralstamme Bicepsäste und die Art. radialis, von der Art. brach. eine Art. collat. ulnaris sup. Aus dem wieder vereinigten Stamme der Gefäße zweigen sich die Arteriae ulnaris und interossea communis ab.

Die folgenden Formen reihe ich ohne Bedenken den beiden geschilderten an. Sie sind von Tiedemann und Münz beobachtet worden, zeigen uns aber leider den Nerv. medianus nicht erhalten, wesswegen gegen die Homologisirung des einen Inselarmes mit der Art. brachialis, des anderen mit dem Collateralstamme, Einwand erhoben werden kann; aber der Einwand selbst dürfte wohl durch nichts begründbar sein und vor der Hand nur die Bedeutung eines wohlfeilen Zweifels haben. Drei Gründe machen außerdem gegen einen derartigen Einwand Front. Erstens sehen wir von den Inselarmen, wenigstens in dem einen Falle gleiche Zweige, wie es bei den früheren Objekten stattfand, abgehen; zweitens findet die Spaltung der Art. brachialis in die beiden Gefäße ziemlich an der nämlichen Stelle statt, wo sonst der Collateralstamm entstand, d. h. unweit der Humerusmitte; und drittens ist mir weder aus eigenen noch aus fremden Beobachtungen ein Zustand bekannt geworden, wo zwei neben einander verlaufende starke Gefäße von der Mitte des Oberarmes an auftreten, von denen nicht das eine durch die Lagerung zum Nerv. medianus die Identität mit der normalen Arteria brachialis gezeigt hätte. So wird denn vorläufig wenigstens die Berechtigung zugestanden werden müssen, die drei folgenden Entwicklungszustände

wegen ihrer Übereinstimmung in allen wesentlichen, sichtbaren, Merkmalen als Glieder der hier[1] aufgeführten Reihe zu schildern.

Die Figur 13 zeigt uns in dem Verhalten der Gefäße eine völlige Übereinstimmung mit der Figur 12. Die Art. brachialis und der Collateralstamm trennen sich proximal von der Humerusmitte, um vor dem Cubitalgelenke sich wieder zu vereinigen. Von dem als Brachialis zu deutenden Arme geht eine Arteria collateralis ulnaris ab, von dem anderen dicht vor der Vereinigung die Art. radialis. Letztere ist weniger weit von der Vereinigungsstelle entfernt als auf Figur 12. Möge man diese Verschiedenheiten nun auf Wachsthumsdifferenzen des Gefäßstückes zwischen der Radialis und der Vereinigung, oder auf verschiedene Arteriae radiales zurückführen, die Beziehungen der Theile zur Inselbildung werden dadurch nicht beeinträchtigt. Aus dem vereinigten Vorderarmstamme entstehen die Art. ulnaris und interossea comm. Ähnliche Zustände sind häufig in der Litteratur, bei Quain etc. aufzufinden.

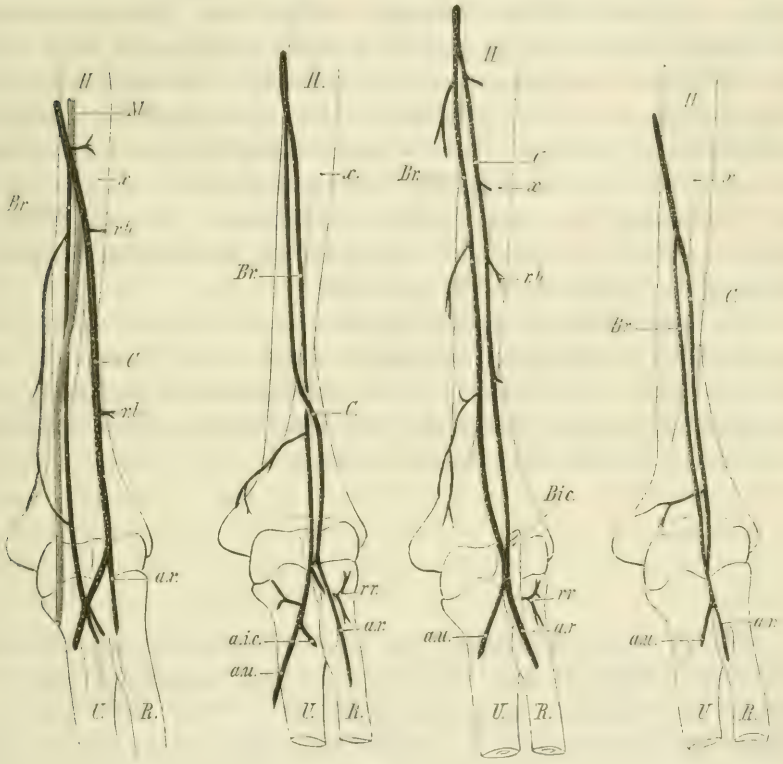
Die beiden letzten hier zu erwähnenden Objekte sind von Tiedemann abgebildet und beschrieben worden. Ähnliches wurde von Anderen und auch in Heidelberg beobachtet. Auf der Figur 14 ist die Natur der Brachialis durch die aus ihr entstehenden Art. collaterales ulnares, die des Collateralstammes aus den Ästen zum Musc. biceps zu erkennen. Beide Gefäße trennen sich von einander etwas höher, wie es sonst der Fall ist, sie vereinigen sich vor dem Ellbogengelenke. Sofort nach der Vereinigung entstehen die Art. radialis und die Art. interossea-ulnaris. Es ist also hier die Radialis noch weiter distalwärts gerückt. Ob sie dem Gefäße der Figuren 12 und 13 homolog ist, wage ich aus Mangel an jedem sicheren Kriterium nicht zu entscheiden. Sind sie identisch, so wäre durch die Zustände auf den drei Abbildungen die allmähliche Reduktion der Anastomose, d. h. des Theiles zwischen Radialis und der Vereinigung der Inselarme erläutert. Auf der Figur 15 sehen wir endlich die Verschmelzung der Gefäße an der nämlichen Stelle, aber den vereinigten Stamm bis zum Abgange der Vorderarmarterien etwas verlängert. Dieses Objekt stellt mithin den klarsten und am weitesten von der Urform entfernten Fall einer Inselbildung vor.

Die von Gruber und Tiedemann entlehnten Objekte sind nie in unserem Sinne beurtheilt worden. Gruber hielt (Nr. 6 Fig. 12)

[1] Es ist möglich, dass es noch mehrere Arten der Inselbildung im Gebiete der Art. brachialis giebt, von denen man zur Zeit nichts kennt.

die Brachialis für ein Vas aberrans, erwähnt dann aber an einer anderen Stelle (pag. 137): »Ein solches Vas aberrans könnte wegen dessen Verhalten zum Nervus median. für die Art. brach. selbst genommen werden.«

Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.



Erklärung zu den Figuren 12—15. Inselbildung im Gebiete der Art. brachial. Die Bezeichnungen sind die gleichen wie auf den früheren Figuren. — Fig. 12 schematisch dargestellt nach Gruber (Nr. 6 Taf. III Fig. 3). — Fig. 13 schematisch dargestellt nach Münz (Nr. 22 Taf. IX Fig. 1). — Fig. 14 schematisch dargestellt nach Tiedemann (Nr. 27 Taf. XLIV Fig. 3[1]). — Fig. 15 schematisch dargestellt nach Tiedemann (Nr. 27 Taf. XLIV Fig. 2).

Im Rückblicke auf die vorgeführten Thatsachen heben wir für dieselben nochmals das viele Gemeinsame hervor, das uns berechtigte, die differenteste Form einer Inselbildung im Gebiete der Arteria brachialis von indifferenteren Zuständen herzuleiten. Aber dadurch, dass für die letzteren der Nachweis der Gleichartigkeit des

[1] Quain Nr. 24 bildet auf Fig. 3 einen ähnlichen Fall ab.

einen Inselarmes mit der Art. brachialis selbst und des anderen mit dem Collateralstamm zum Vorderarm geliefert war, ist die Inselbildung mit dem Gebiete der in den früheren Abschnitten aufgeführten Zustände eng verknüpft und ist bis auf die primitiven Stadien mit einem entfalteten Processus supracond. etc. zurück zu verfolgen, d. h. alle bisher besprochenen Formen gehören zusammen. Das wesentlichste Moment, welches zum Zustandekommen der Inselbildung nöthig ist, beruht in dem Vorhandensein einer stärker entfalteten Anastomose zwischen der Art. brachialis und dem Collateralstamme in der Ellenbeuge, bei einem ungefähr gleichen Kaliber beider Gefäße. Die Verschiedenartigkeit der Inselbildung kommt durch den Ursprung der Vorderarmarterien vor oder nach der Vereinigung der zwei Inselarme zu Stande. Ob die Arteriae radiales sich als gleich- oder ungleichartige Gefäße werden erkennen lassen, berührt unsere Fragen nicht.

So lange keine bessere Erklärung für die Genese dieser hier behandelten Arterienvarietäten gegeben sein wird, wollen wir an der Solidarität aller bisher erörterten Erscheinungen festhalten, die Inselbildung aus den Fesseln der Kuriosität retten und dieselbe als etwas nicht für sich Bestehendes auffassen[1].

VI.

Wegen seiner Bedeutung für die Gefäßvarietäten am Oberarm soll dieser Abschnitt den Collateralstamm behandeln, und das Wesen des Stammes besprochen werden. — Es giebt mehrere, bereits erwähnte Punkte, in welchen die Objekte, wie sie auf den

[1] Eine Bemerkung über die Inselbildung finde ich bei Schwegel (Nr. 25 pag. 126). Er sagt, nie eine Inselbildung der Art. axillaris und brachialis gesehen zu haben, sondern immer nur einen hohen Ursprung der Art. radialis, welche durch ein schwächeres oder mächtigeres Querästchen in der Plica cubiti mit der Art. brachialis anastomosirt und zugleich der Art. rad. zum Ursprunge dient. pag. 127. »Jene Fälle der Art. rad. mit einer schwächeren Queranastomose sind den Inselbildungen oder den Art. aberrantes der Art. brachialis am nächsten, andere hingegen mit einem starken Queraste sind als eine Art. radialis mit zwei Wurzeln, von denen gewöhnlich die normal entstandene mächtiger ist, oder als die Art. aberrans zwischen der Art. axillaris oder brachialis und radialis zu betrachten.« Diese Bemerkung trifft, wie mir scheint, nicht ganz das Schwarze. Vor Allem bleibt es unverständlich, wie die Fälle mit schwachen Anastomosen der Inselbildung verwandter sein können.

Figuren 1—15 dargestellt sind, übereinstimmen. Die Bildungen sprechen eine so verwandte Sprache, dass man ihre Zusammengehörigkeit kaum bezweifeln kann. Zuvörderst seien einige Momente hervorgehoben, welche für die Gleichartigkeit der Collateralstämme Zeugnis ablegen. Gleichartig stellen sie sich dar: 1 im Entstehen aus der Arteria brachialis in der Mitte des Oberarmes oder unweit derselben, in distaler nach Lauth selten oder proximaler Richtung. Lauth Nr. 20 pag. 49) bestätigt das bei Weitem häufigste Entstehen der hohen Radialis in der Mitte des Humerus. Nach meinen eigenen Messungen beträgt die größte Differenz der proximal und distal von der Mitte gelegenen Ursprungsstellen des Collateralstammes circa 5 cm, nämlich ein Schwanken von circa 2.5 cm nach zwei Richtungen, d. i. von dem Mittelpunkte des Humerus aus.

Eine abweichende Beobachtung findet sich bei Quain Nr. 24 Pl. XXXI Fig. 3), wo die Radialis 5—6 cm proximal vom Gelenke entsteht und sich vor den Medianus lagerte. Dessgleichen beobachtete Gruber Nr. 14 pag. 449 eine hohe Radialis, welche neun Linien unter dem Foramen supracondyl. entsprang. Das sind aber Zustände, welche nicht hierher gehören, sondern einem ganz anderen Typus beizuzählen sind. Die wirklich geringen Differenzen in den Ursprungsstellen werden sich vielleicht aus lokalen Wachsthumsverschiedenheiten der betreffenden Abschnitte der Art. brachialis erklären lassen: zumal oftmals bei genauer Berücksichtigung des Verhaltens an beiden Seiten eines und desselben Individuums die Differenz der Ursprungsstellen des Collateralstammes auf 1—2 cm wahrgenommen wurde (s. Fig. 10 *r* und 10 *l*). Man müsste anderenfalls zu der Annahme seine Zuflucht nehmen, alle Collateralstämme, sobald sie nicht an ganz bestimmten mathematisch bestimmbaren Orten entstanden sind, als heterogene Gebilde zu betrachten. Hierüber können nur weitere genaue Untersuchungen endgültig entscheiden, da bis jetzt die Data für eine bestimmte Entscheidung fehlen[1].

---

[1] Eine Thatsache ist mir aus eigener Anschauung bekannt geworden, welche für die Begründung der Ungleichartigkeit der Collateralstämme herbeigezogen werden könnte. Sie ist z. B. an dem Präparate der anat. Sammlung 1881 Nr. 57 ausgesprochen. Der Pronator teres entsteht 5 cm proximal vom Condylus medialis humeri. Die Art. brachialis lagert sehr weit medialwärts auf dem Musc. brachialis internus und setzt sich als Interossea ulnaris fort. Eine hohe Art. radialis entsteht 3 cm proximal von der Mitte des 33 cm langen Humerus, gelangt vor dem Medianus zum Biceps etc. Außer der hohen Art.

Die Gleichartigkeit der Collateralstämme kennzeichnet sich

2) in der Lage des Gefäßes zum Nervus medianus und zur Arteria brachialis. Der Nerv wird vom Gefäße unter einem spitzen Winkel derart gekreuzt, dass dasselbe Anfangs medial, dann vor und schließlich lateral vom Nerven sich befindet.

Ein umgekehrtes Verhältnis ist, wie bekannt, zwischen dem Nerven und der Art. brachialis die Regel. Beide Gefäßstämme liegen in der Ellenbeuge schließlich lateral vom Nerven, der Collateralstamm am weitesten lateral und dem Musc. biceps brachii angelagert.

Ein anderer Punkt der Übereinstimmung beruht

3) in der Abgabe von Zweigen durch den Collateralstamm an dessen benachbarte Muskulatur. Am Oberarme wird der Musc. biceps brach. mit reichlichen Ästen regelmäßig versehen, nur selten gelangen Zweige zum Musc. brachialis int., dessen Versorgung die benachbarte Brachialis übernimmt.

Am Vorderarme gelangen starke Äste fast regelmäßig zur brachioradialen Muskelgruppe, also in das Gebiet der Arteria recurrens radialis, während die Fortsetzung des Stammes unter Beibehaltung der lateralen Lage sich in das Gebiet der Arteria radialis begiebt und desshalb auch als hohe Radialis bezeichnet wird. Diese Verbreitungsart dürfen wir als die typische betrachten. Für die Arteria brachialis bleibt, wie deren Lagerung es be-

---

radialis entsteht aber 5 cm oberhalb der Mitte an der Grenze der Achselhöhle noch ein Bicepsast, direkt aus der Brachialis, welcher ebenfalls vor dem Nervus medianus verläuft. Man könnte nun annehmen, dass der betreffende Bicepsast an anderen Objekten zur weiteren Ausbildung gelangend eine noch höher entstehende Radialis hervorrufe, wie ein ähnlicher Process unter der Entwicklung von Anastomosen auf Fig. 16 für ein anderes Gebiet dargestellt ist. Ich kann dagegen vorläufig nur anführen, dass eine so weit proximal von der Mitte gerückte Radialis bei den Formen mit einem Processus supracondyloideus mir sonst nicht vorgekommen ist; die Möglichkeit einer Verschiedenheit der hohen Collateralstämme an den bisher behandelten Objekten kann ich jedoch nicht mit Entschiedenheit in Abrede stellen, vielleicht dass es auch hier mehrere ganz bestimmte Formen giebt. Der verschiedene Ursprung der Art. collat. ulnaris sup. wird hiernach zu beurtheilen sein, da wir diese Arterie proximal oder distal von dem hohen Collateralstamm entstehen sehen. Ist die Collateralis ulnaris im Ursprunge unbeständig, wofür gute Gründe bestehen, so kann jener beständig sein. Von Belang für die Frage über den Collateralstamm dürften auch die Angaben Gruber's (Nr. 15 pag. 454) dienen, welcher unter 41 den Processus besitzenden Präparaten die hohe Radialis, d. h. den Collateralstamm nur einmal aus der Axillaris kommen sah.

dingt, das Gebiet der Art. ulnaris und der Art. interossea communis übrig, wenn nicht weitere Umgestaltungen erfolgt sind.

Ein vierter Punkt der Übereinstimmung aller von uns behandelten Formen beruht in der Lage des Gefäßes unter der Oberarmfascie in unmittelbarer Nähe des Musc. biceps brachii. Wir wollen hier Vorsicht üben und diejenigen Fälle, in denen ein hoch entstehendes Gefäß, z. B. die Radialis, an einer Stelle die Fascie des Oberarmes durchsetzt, um mit den Hautvenen zusammen oder allein zum Vorderarm zu gelangen nicht ohne Weiteres den unserigen anreihen. Wir können vor der Hand nicht beurtheilen, ob die Fascia humeri als ein konstantes Gebilde die verschieden zu ihr gelagerten Theile als heterogene kennzeichnet, oder nicht.

Die Verschiedenheiten der Collateralstämme unserer Objekte beruhen nur in dem vikariirenden Verhalten zur Arteria brachialis. Durch die Ausbildung der mannigfaltigsten in der Ellenbeuge und am Vorderarme auftretenden Anastomosen kann die Arteria brachialis durch den Collateralstamm ersetzt werden, oder zuweilen auch umgekehrt. Derartige Anastomosen können vom Collateralstamme in die normalen Bahnen der Arteriae radialis, ulnaris oder der Art. interossea comm. gelangen, oder es können ganz neue Bahnen sich ausbilden. Von den letzteren wurde schon die oberflächlich verlaufende Arteria ulnaris erwähnt, deren Entstehung Gruber aus dem Ram. plicae cubiti der Art. brachialis herleitet. Man hat sich hier nur vorzustellen, dass der Collateralstamm Verbindungen mit dem Ram. plicae cubiti erlangt und dann eben so wie es mit der Brachialis geschieht, eine oberflächliche Ulnaris entstehen lässt. So weit eigene Untersuchungen an Thieren mich belehrten, stimmt der Collateralstamm des Menschen mit demjenigen der Säugethiere in der Lagerung zum Nerv. medianus überein und zweitens darin, dass er regelmäßig zum Gefäße für den Musc. biceps brachii und die brachioradiale Gruppe bestimmt ist. Seine Natur als Muskelgefäß ist nie verläugnet, diejenige als fortgesetzte Art. radialis häufig gar nicht angedeutet, indem er in sehr verschiedenem Grade am Vorderarm, zuweilen schon in der Ellenbeuge endigt. In der Höhe des Ursprunges scheinen große Mannigfaltigkeiten bei den Säugethieren obzuwalten, ohne dass daraus auf heterogene Ursprungsbildungen zu schließen wäre. Wachsthumsdifferenzen der Gefäße und Skelettheile können auch hier die Ursache der Verschiedenheiten ausmachen. Mag dem sein, wie es

wolle: jedenfalls schließt sich der Kreis enger um die uns interessirenden Formen: denn wir lernen aus den Fällen, wo der Collateralstamm bei Säugethieren nur ein Muskelast des Biceps brachii und der brachioradialen Gruppe ist, seine Entstehung verstehen. Letztere ist sehr wahrscheinlich an den Verlauf der Art. brach. durch den Canalis supracondyl. und an die weit proximal am Humerus entstehende brachioradiale Muskelgruppe geknüpft. Es scheint mir nur naturgemäß zu sein, dass die weit über den Canalis supracondyl. ragenden Muskeln auch ihre Gefäße aus proximalen Stellen der Brachialis beziehen, das heißt, da, wo der Ursprung des Collateralstammes sich vorfindet.

Wir erklären uns daher die phyletische Entstehung des Collateralstammes als Muskelast, welcher proximal vom Canalis supracondyl. befindliche Muskeln versorgt; die weitere Ausbildung zum Gefäß für das Radialisgebiet suchen wir begründet in den eigenthümlichen Lagerungsbeziehungen der Theile der oberen Extremität bei Säugethieren, von denen hier nicht eingehender die Rede sein kann. Beim Menschen treten dann die weit ausgebildeten Zustände mit einem Processus supracondyloideus sofort als vererbte auf.

Die Bedeutung des Collateralstammes für den Menschen als Muskelast muss in dem Grade schwinden als die Arteria brachialis mit der Reduktion des Proc. supracondyloideus an die vordere Fläche des Oberarmes gelangt, als dabei die Stellung des Vorderarmes sich ändert, und unter diesen Bedingungen die Brachialis bessere lokale Beziehungen zu den Muskeln erlangt. Durch die Ausbildung von Brachialis-Ästen zum Biceps und der Art. recurrens radialis erklären wir uns den Rückgang des Collateralstammes im Kaliber. Es besteht der Collateralstamm des Menschen im letzten Zustande seiner Existenz als ein Muskelast, welcher etwa in der Humerusmitte aus der Brachialis entsteht, um in gleicher Weise, wie der Collateralstamm sonst zu finden ist, vor dem Nervus medianus zum Musculus biceps brachii zu gelangen. Dieser primäre Bicepsast, wie wir ihn nennen wollen, ist nicht ganz selten anzutreffen[1]. Ich fand ihn dreimal bei Embryonen. Er unterscheidet sich von den sekundären, die beim Vorhandensein des Collateralstammes meist fehlen,

[1] Es sei hier bemerkt, dass an einem und demselben Präparate zuweilen mehrere vor dem Nerven verlaufende Muskeläste vorhanden sind. Wenn dieselben in der Achselhöhle entstehen, gelangen sie meist zum Musc. coracobrachialis, wenn tiefer zum Musc. biceps brachii. Die in Frage kommenden Äste entstehen dann in der Höhe, wo wir den Collateralstamm anzutreffen pflegen.

auf das Deutlichste durch die Lage zum Medianus. Die sekundären liegen allem Anschein nach regelmäßig hinter dem Nerven und sind in ihrer Zahl sehr unbeständig. Vorläufig müssen wir an der Deutung der »primären« Bicepsäste als Derivate reducirter Collateralstämme festhalten: dazu fordern viele Thatsachen auf, unter anderm eine Beobachtung, welche mir vorliegt. Es ist der Processus supracond. als leichte Prominenz vorhanden. Hinter ihm liegt der Nervus medianus: die Art. brach. hingegen ist nach vorn in die normale Lage gerückt. Aus letzterer entsteht etwa in der Mitte des Humerus ein starker, vor dem Nerven verlaufender Bicepsast, welcher ganz und gar im Ursprunge und im Verlaufe dem Collateralstamme entspricht. Ich lege hier Werth auf den Processus supracondyloideus, welcher zu Gunsten eines primären Bicepsastes, als eines rückgebildeten Collateralstammes spricht.

In dem großen Reichthume von Gefäßvarietäten, welche bei unserer Vorführung überall ihren Zusammenhang bekennen, handelte es sich im Wesentlichen um zwei im vikariirenden Verhältnisse zu einander stehenden Gefäße, die Brachialis und den Collateralstamm. Des einen Lage, bedingt durch den Process. supracondyl. wirkt günstig auf die Ausbildung des anderen, auf letzteren aber ungünstig bei eingetretenem Lagerungswechsel. Die Blüthe der Entfaltung des Collateralstammes fällt zusammen mit dem Auftreten der altvererbten Einrichtung am Oberarm, seine Reduktion mit der Rückbildung der letzteren. Das Anfangsstadium des ganzen Formencyclus liegt da, wo die menschlichen Verhältnisse mit denjenigen der Säugethiere übereinstimmen, das Ende fällt mit den sogenannt normalen Zuständen zusammen: d. h. mit der völligen Rückbildung des collateralen radialen Muskelstammes, welcher, wo er stark entwickelt ist, und in das Vorderarmgebiet der Art. brachialis hinüberreicht, seine primäre Natur als Muskelast beim Menschen verdeckt, dieselbe aber wieder zum Vorschein kommen lässt, wo er rückgebildet nur zum Musc. biceps brachii gelangt. Aus Allem geht hervor, dass die normale Arteria radialis des Menschen ein später als der Collateralstamm aufgetretenes Gefäß ist.

Die folgenden Blätter bezwecken die Darstellung von Formenreihen, welche in ähnlicher Weise wie in dem Mitgetheilten zur Ausbildung von anderen Collateralstämmen hinführen. Es war

möglich, noch drei besondere Typen von Collateralstämmen aufzufinden, welche, verschieden von den ersteren, dennoch mit ihnen Gemeinsames darbieten:

1) im Verlauf des Collateralstammes vor dem Nerv. medianus,

2) in der Versorgung des Musc. biceps brachii etc. durch den Collateralstamm und

3) in dem vikariirenden Verhalten mit der Art. brachialis, nachdem der Stamm Beziehungen zur Ellenbeuge und zum Vorderarm erlangt hat.

Diese neuen Typen von Collateralstämmen entfernen sich von dem ersteren wesentlich durch eine andere Ursprungsstelle aus dem Oberarmgefäße, welche bis über die Schlinge des Nervus medianus proximal verlängert sein kann. Darin scheinen sie auch von den Einrichtungen der Säugethiere abzuweichen, bei denen, so weit es mir bekannt ist, allein der erste Typus obwaltet. Dem entsprechend scheint auch der Processus supracondyl. niemals mit den drei zu schildernden Formen des Collateralstammes gemeinsam aufzutreten. Die drei neuen Formen scheinen sich auch in ihrer funktionellen Beziehung von der ersten Form eines Collateralstammes zu unterscheiden, in so fern ich an einer sehr großen Reihe von Objekten nachweisen konnte, dass die »sekundären« oder normalen Bicepsäste eben so wie der collaterale Muskelstamm des ersten Typus etwa in der Mitte des Humerus entstehen, dass also diese Ursprungsverhältnisse am meisten mit der ganzen Organisation im Einklang stehen und als solche auch in der Phylogenie ein Vorrecht der Existenz beanspruchen durften. Wir können aus allen diesen Gründen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auf eine spätere Einrichtung der drei neuen Typen schließen. Die Ursachen ihrer Entwicklung werden andere, wenn auch ähnliche, sein müssen, wie bei der ersten Form: sie sind bis jetzt unerkannt. Wir werden uns desshalb darauf beschränken müssen, die Entwicklung der drei Typen in den folgenden Abschnitten durch Vorführen verschieden ausgebildeter Zustände darzulegen.

VII.

Entstehen des Collateralstammes proximal von der normal in der Achselhöhle gelagerten Schlinge des Nervus medianus.

Auf den Figuren 16—19 sind vier Entwicklungsphasen abgebildet, deren letzte die vollständige Reduktion der Arteriae axillaris und brachialis und die vikariirende Ausbildung des Collateralstammes veranschaulicht. Diese fünf Zustände werden aus vielen Beobachtungen herausgewählt und sollen uns einer umständlichen Beschreibung von vielen Einzelheiten überheben. Es genügt hervorzuheben, dass manche Thatsachen als Zwischenstufen in der Genese des diesbezüglichen typischen Collateralstammes aufgezählt werden könnten.

Auf Figur 16 entsteht aus der normalen Art. axillaris unmittelbar über der Schlinge des Nervus medianus ein feiner Ast, welcher der Hauptsache nach zum Musc. pectoralis minor gelangt, dann mit einem Längsaste vor und nach außen vom Medianus distalwärts verlaufend mit einer kleinen Arterie anastomosirt, welche aus der Brachialis an der Grenze des ersten und zweiten Viertels der Humeruslänge entsteht und vor den Nerven tritt. Aus der vereinigten Arterie gehen Zweige zu den Musculi pectoralis major und biceps brachii und zur Haut der Achselhöhle. Eine stärkere Entfaltung dieses proximal von der Medianschlinge entstehenden Arterienastes ist in Figur 17 sichtbar. Die Arterie entsendet einen stärkeren Ast zum Pectoralis major und verläuft dann neben dem Musc. biceps brachii längs des Nervus medianus bis in die Ellenbeuge, wo sie sich auflöst. Auf dieser Strecke wird der Biceps und die Haut der Beugefläche versorgt. .

Der im Ursprunge konstante, auf der Medianschlinge gewissermaßen reitende Arterienzweig besitzt eine sehr variable Verbreitung. Sein Gebiet liegt in den Pectoralmuskeln, den Achseldrüsen, der Haut der Brust (Brustdrüse) und der Haut des Oberarmes. In den Lehrbüchern findet man diese Arterie bei geringer Entfaltung als Art. glandul. axillar. oder als Art. alaris (häufig nach Haller Icon. anat. Fasc. VI, 1753 Taf. II oder als Art. thor. alaris s. quarta (Sömmering) angeführt. Die Arterie erreicht zuweilen das Kaliber der Art. thoracico-akromialis.

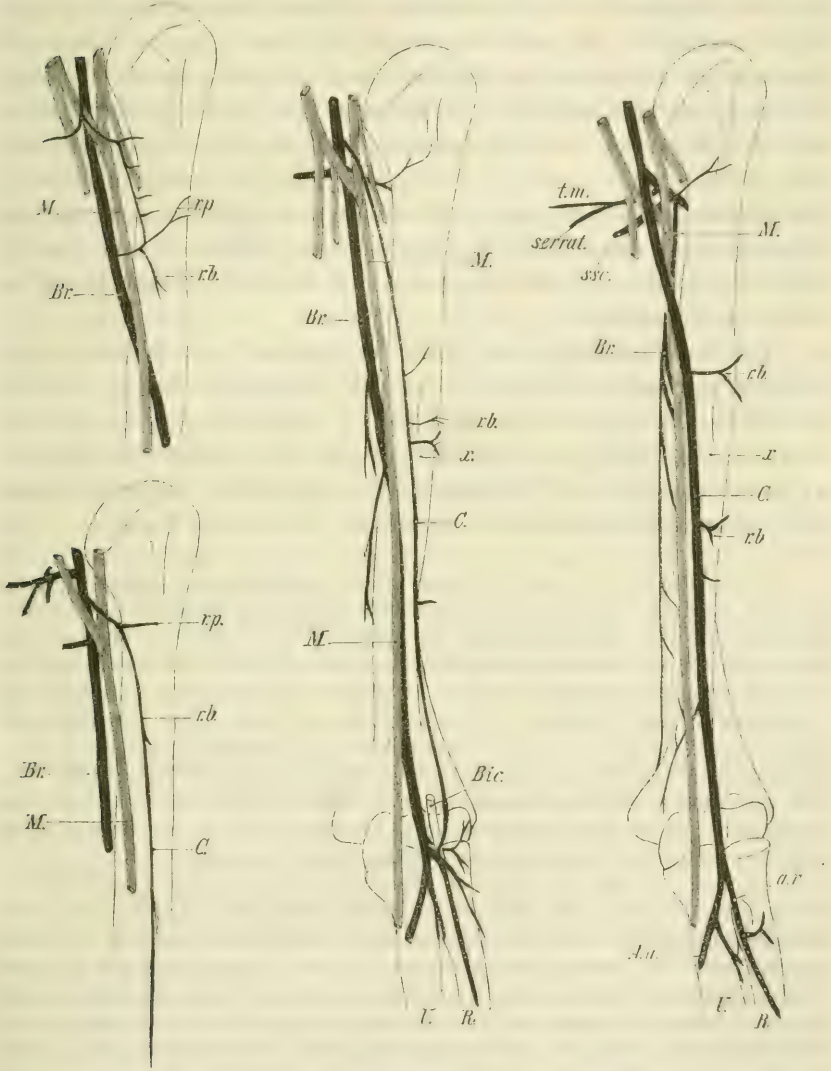
In Figur 18 trifft man den Arterienast bereits in einer höheren Bedeutung als Collateralstamm des Oberarmes an. Er entsteht, wie gewöhnlich, proximal von der Medianschlinge, gelangt vor den Medianus, um längs desselben, dem Musc. biceps brachii benachbart und diesen durch Äste versorgend, vor dem Ellbogengelenke in die normale Art. radialis sich einzusenken. Die Bedeutung des Collateralstammes auf dieser Entwicklungsstufe beruht in der Versorgung des Musculus biceps brachii und in der Entlastung der Arteria ra-

dialis. Es ließe sich nun eine große Anzahl von eigenen und fremden Beobachtungen anführen, welche auf das Deutlichste veranschaulichen, wie der Collateralstamm sich mehr und mehr entfaltet und endlich das Gebiet der Art. radialis oder anderer Gefäße sich aneignet, in welchen Fällen man dann von einer hoch in der Achselhöhle entspringenden Arteria radialis etc. spricht. Entweder bestehen bei solchen Formen noch Verbindungsäste mit der Brachialis im Ellbogengelenke, welche dem Ursprungstheile der normalen Art. radialis entsprechen, oder dieselben werden eliminirt. In letzterem Falle gelangen zwei ganz selbständige Arterien aus der Achselhöhle zum Vorderarme, von denen die Brachialis dann entweder als Interossea oder als Interosseo-ulnaris am Vorderarm erscheint. Krause hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass man hier von einer hoch entspringenden Art. ulnaris oder interossea nicht reden darf, da das Gefäß die Brachialis selbst ist. Es sind Beobachtungen von Fällen bekannt, bei denen die Interossea alle sonst von der Oberarmarterie abgehenden Äste entsendet, während allein die Bicepsäste von der als Brachialis gedeuteten Arterie abgehen sollen. In diesen Fällen muss man ebenfalls die »Interossea« als die eigentliche Brachialis auffassen vgl. Gruber Nr. 6 pag. 138. Lauth (Nr. 20 pag. 47) giebt an, die Interossea an der gewöhnlichen Brachialisstelle beobachtet zu haben, ohne auf die richtige Deutung zu kommen. Gruber (Nr. 12 1870 pag. 180—188 beschreibt sehr umständlich, jedoch ohne Berücksichtigung der Nerven, eine dreiwurzelige Art. radialis, welche im Ursprunge ganz und gar den hier besprochenen Gefäßen entspricht, eben so in der Abgabe von Ästen an den Pectoralis minor den Biceps etc. Gruber's »dreiwurzelige« Arterie stellt am Oberarm einen über der Medianschlinge entstehenden Collateralstamm dar, welcher am Vorderarm eigenthümliche Anastomosen mit einer Art. mediana und der Interossea eingeht. An denjenigen Objekten, an welchen der Nervus medianus nicht mehr erhalten ist, wird die Natur der beiden Gefäße vor Allem durch die Abgabe deren Äste erkennbar sein.

Durch weitere Ausbildung von Anastomosen des Collateralstammes mit der Art. brachialis in der Ellenbeuge leitet sich das letzte Glied dieser Formenreihe ab, welches durch viele Übergangsphasen ebenfalls mit den geschilderten verknüpft werden könnte. Eine bildliche Darstellung des Endstadiums der Reihe habe ich in Fig. 19 gegeben. Es ist zu Stande gekommen durch die Erhaltung und mächtige Entfaltung der Anastomose, durch welche das Blut

allmählich aus der Arteria brachialis geleitet wurde. Dies geschah unter der Rückbildung der Art. brachialis. Der Medianus lagert am

Fig. 16 u. 17. Fig. 18. Fig. 19.



Erklärung zu den Figuren 16—19. Bezeichnungen wie früher; außerdem bezeichnet *ssc.* Arteria subscapular. *t.m.* Ramus teret. maioris. *serrat.* Ramus musc. serrati antici. — Von den Präparaten, nach welchen die 4 Figuren angefertigt wurden, sind die zwei letzteren der Heidelberger Sammlung einverleibt worden.

ganzen Oberarm hinter der Arterie, was bereits CHASSAIGNAC. DU-

BRUEIL, GRUBER, DUVAL u. A. kannten (s. KRAUSE Nr. 19 pag. 259). Im hohen Grade charakteristisch für das Endglied dieses Bildungsganges ist der Umstand, dass an der Stelle, an welcher die sekundäre Art. brachialis aus dem Collateralstamme sich entfaltet hat, ein mächtiger Ast entsteht. Dieser lässt sämmtliche normale Zweige der Art. axillaris sowohl, als auch der Art. brachialis hervorgehen und ist nichts Anderes als die in ihren Ästen erhaltene, normale Arteria brachialis. Selbst wenn uns durch Nichterhaltensein des Medianus, welcher nunmehr hinter dem Hauptgefäße des Oberarmes lagert (s. Fig. 19), ein Hauptmoment für die Beurtheilung verloren ginge, so dürften wir aus der Existenz des gemeinsamen, in der Achselhöhle entstehenden Gefäßes für alle Zweige der Achselhöhle und des Oberarmes auf die hier besprochene Varietät zurückschließen[1].

Bei der Durchsicht der Litteratur konnten viele Beobachtungen derartig gedeutet werden[2] (so z. B. BOURGERY Nr. 3 pag. 91 Pl. XXII; TIEDEMANN Nr. 27 T. 44, 1; BARKOW Nr. 2 pag. 109). KRAUSE (Nr. 18 pag. 166 und Nr. 19 pag. 257) bildet einen wahrscheinlich über der Medianschlinge befindlichen hohen Ursprung der Vorderarmarterie ab und deutet ihn in unserem Sinne[3].

[1] LAUTH's (Nr. 20 pag. 47) vortreffliche Beobachtungen unterstützen die Ansicht, dass die Brachialis, in welchem Rückbildungsstadium sie sich auch befinden mag, an dem Entsenden der normalen Äste erkennbar bleibt: »Dans aucun des cas de naissance prématurée de la radiale ou de la cubitale que j'ai sous les yeux, la collaterale cubitale vient d'une de ces artéres. Toujours elle a été fournie par la brachiale.« Es bleibt eben so eine andere Bemerkung bedeutungsvoll, wenn wir LAUTH's Verwechslung der Brachialis mit der Interossea kennen: »mais sur un bras où l'interosseuse se sépare de la brachiale, c'est elle qui donne la collaterale cubitale, aussi cette interosseuse est elle très forte et occupe-t-elle la place ordinaire de la brachiale«. Es ist die Interossea die reducirte Brachialis, welche die Art. collat. ulnar. entsendet.

[2] HYRTL (Lehrb. d. Anat. d. Mensch. 15. Aufl. 1881 pag. 1001) erwähnt diesen Zustand, um ihn als »morphologisch bedeutsam« mit den an der unteren Extremität waltenden Verhältnissen in Parallele zu stellen. Wir müssen den auch von anderer Seite gemachten Versuch, einen Vergleich zwischen einer Varietät der Oberarmarterie mit den Zuständen der Unterextremität in ernster Weise aufzustellen, strengstens zurückweisen, da man von der morphologischen Gleichartigkeit selbst der größeren Gefäße beider Extremitäten gar nichts weiß und da die Gefäße beider Extremitäten unter den ihnen gesetzten verschiedenen Bedingungen sehr wahrscheinlich ganz differente Wege der Ausbildung genommen haben. Darin besteht ein großer Irrthum, zu glauben, dass, wenn für das Skelet und die Muskulatur der Extremitäten-Homologien aufgestellt werden können, dies auch für die Gefäße möglich sein müsste.

[3] SCHWEGEL (Nr. 25 pag. 126) reiht der von DUVAL Achive générale 1855)

Man wird für diesen Typus der Variation vielleicht zwei Unterabtheilungen machen müssen und in die eine alle diejenigen Objekte unterbringen, wo das Collateralgefäß auf der Oberarmfascie, in die andere diejenigen, in denen dasselbe unter der letzteren verläuft. Münz Nr. 22 pag. 538) giebt an, dass das hier behandelte Gefäß in der Regel einen oberflächlichen Verlauf nimmt, wogegen jedoch die in Heidelberg festgestellte Thatsache zu betonen ist, dass auch der tiefe Verlauf kein seltener ist. Unsere Schilderung und bildliche Darstellung hat allein die unter der Fascie lagernden Gefäße berücksichtigt. Die Durchbohrung der Fascie an den verschiedenen Stellen erfolgt häufig erst nach der Abgabe von Muskelästen an die Beuger des Oberarmes. In wie fern wir berechtigt sind, aus dem verschiedenen Verhalten des Gefäßes zur Fascie auf eine Verschiedenartigkeit der Gefäße selbst zu schließen, ist bereits oben besprochen. Schwegel Nr. 25 pag. 128 bemerkt, die hoch entsprungene Arterie nie subcutan, sondern immer entweder subfascial oder submuscular gesehen zu haben. Er glaubt, dass zu der Annahme eines subcutanen Verlaufes nur die Berücksichtigung getrockneter Präparate geführt habe. Hyrtl geht in seinem Lehrbuche entschieden zu weit, wenn er die hoch entstandene Art. radialis Anfangs subfascial, im weiteren Verlaufe aber subcutan lagern lässt (pag. 1005). Diese oberflächliche Lage soll sogar der Grund sein, wesshalb die Radialis in der Regel nicht die Art. recurrens rad. abgiebt. Diese Angaben entsprechen dem Tathsächlichen ganz und gar nicht, wie dies schon ein Blick in die Litteratur lehrt.

Baader Nr. 1) gebührt das Verdienst, eine Formenreihe von Varietäten richtig beurtheilt zu haben. Die einschlägigen streng durchgeführten Ansichten Krause's stimmen mit Baader's Untersuchungen überein. Baader bespricht den Übergang des Radialisursprunges in die Achselhöhle durch Ausbildung feiner Vasa aberrantia. Er hält die Bezeichnung als hohen Ursprung der Interossea unter solchen Umständen für willkürlich (pag. 355). Die sonst waltende

beschriebenen Beobachtung, wo die Art. subscapul., circumflexa hum. anterior und posterior, prof. brachii gemeinsam entspringen, zwei neue an, in denen die Collateralis uln. sup. noch aus dem gemeinsamen Stamme herkommt. Diese Beobachtung entspricht einem Zustande, wo die eigentliche Axillaris bis auf diese Äste reducirt, ein Collateralstamm aber ausgebildet ist. Für uns ist der gemeinsame Stamm für die Äste der Achsel- und Oberarmarterie die reducirte Brachialis, für Schwegel aber das Anfangsglied einer hohen Radialis oder Ulnaris (pag. 128), welche durch Anastomosen mit dem Stamme hohen Ursprung erhalten sollen.

Unzulänglichkeit der von Baader angestellten Untersuchungen erhellt aus seinen eigenen Worten: »Bei der mehr theoretischen Richtung meiner Untersuchung habe ich nur das Verhalten der Theilung der Pulsadern beachtet und ihre Beziehungen zu den sie umgebenden Weichtheilen, ihren Lagerungsverhältnissen fast ganz bei Seite gelassen«. Theoretische Schlüsse können aber nur dann eine bestimmte Geltung haben, wenn sie aus Untersuchungen folgen, die sich auf eine möglichst breite inductive Basis stützen. Bei Gefäßuntersuchungen ist die Berücksichtigung der Lagerungsbeziehungen das Wesentliche. — Die theoretischen Deduktionen sind bei Baader so weitreichend, dass es äußerst werthvoll wäre, wenn einige Sätze durch genaue Untersuchung sicher gestellt wären. Ein Beispiel möge dies erläutern. Baader sieht in dem hohen Ursprunge eines Gefäßes aus der Brachialis und der Anastomose der beiden in der Ellbogenbeuge ein Anstreifen an den Venentypus. Er giebt nun aber selbst zu, dass bei Venen andere Gesetze als bei den Arterien walten, stützt sich aber auf Hyrtl's Ausspruch (syst. Anat. pag. 839), dass »hoher Ursprung der Arterien des Vorderarmes und oberflächlicher Verlauf derselben zu erstreben scheint, die Arterien den Venen ähnlicher zu machen«. Worin hier eine Erklärung für irgend welche Erscheinung liegt, bleibt unverständlich. Derartige Bemühungen bleiben zwecklos. So berührt Baader auch die von Hyrtl ventilirte Frage, ob bei den homologen Arterien der oberen und unteren Extremit nicht gleiche Varietäten vorkämen. Die Frage wird bejaht und viele Beispiele werden angeführt. Die Resultate können einer ernsten Kritik gegenüber nicht Stand halten, weil vor Allem, wie früher erwähnt, die Homologien zwischen den normalen Gefäßen der oberen und unteren Extremität nicht festgestellt sind.

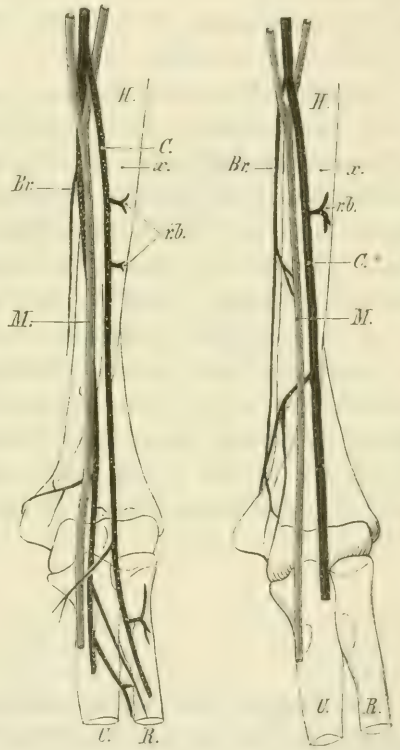
Giacomini (Nr. 4) macht uns mit einer Reihe sehr sorgfältiger Beobachtungen bekannt, welche durch die Berücksichtigung der Nerven einen hohen Werth für die Bestätigung der in diesem Abschnitte ausgesprochenen Anschauungen erhalten. Viele der bei Giacomini niedergelegten Thatsachen finden hinwiederum ihre Erklärung durch unsere Darstellung.

VIII.

Ausbildung des collateralen Stammes bei distalwärts gerückter Medianusschlinge.

Für diese Form stehen mir nur wenige einschlägige Beobachtungen zu Gebote: doch sind dieselben immerhin geeignet, uns in Umrissen einen ganzen Entwicklungsprocess vorzuführen, weil die Beobachtungen dem Anfange und dem Ende jenes nahezu entsprechen. Es steht zu erwarten, weiterhin Stadien kennen zu lernen, welche die Lücken ausfüllen. Zwei Beobachtungen findet man auf den Figuren 20 und 21 dargestellt. Beide Male kommt die Vereinigung der zwei Stränge des Nerv. medianus unweit und zwar proximal von der Humerusmitte zu Stande. Beide Male entsteht unmittelbar über der Nervenschlinge der in seiner Lage zum Nerven im vorigen Abschnitte gekennzeichnete Collateralstamm für den Vorderarm. Derselbe entsendet wie gewöhnlich die Äste zum Musc. biceps brachii. In Figur 20 sieht man ihn von etwa gleichem Kaliber mit der Art. brachialis, am Vorderarme in das Gebiet der Art. radialis ohne Anastomose mit der Brachialis sich fortsetzen. Von ihm geht die Art. recurrens radialis und gerade vor dem Gelenke ein oberflächlicher ulnarer Zweig ab. Die Art. brachialis spaltet sich am Vorderarme in die Art. ulnaris und die Art. interossea communis, und

Fig. 20. Fig. 21.



Erklärung zu den Figuren 20 und 21. Bezeichnungen wie früher. Die den Figuren entsprechenden Präaprate sind in der Heidelberger anatomischen Sammlung aufbewahrt.

sendet einen feinen Ast ab, welcher einer normalen, aber rückgebildeten Art. radialis zu entsprechen scheint. (Man vergleiche hiermit Giacomini's [Nr. 4] Abbildung auf Taf. I Fig. 2.)

In Figur 21 sieht man die Arteria brachialis bis auf die Art. collat. ulnaris sup., welche im Ursprungstheile einen Abschnitt des Brachialstammes in sich fasst, rückgebildet. Die Art. collat. ulnaris sup. anastomosirt mit einem Zweige des Collateralstammes. Dieser Ast hat vor sich den Medianus, geht zum Musc. brachialis int. und in das Gebiet der Art. collat. ulnaris inferior.

Der Collateralstamm ist hier für die reducirte Art. brachialis kompensatorisch eingetreten, indem derselbe bei ganz gleicher Lage zum Nerv. medianus, wie in Fig. 20., als einziges Gefäß sich auf den Vorderarm erstreckt.

Bei einem Vergleiche der zwei vorgeführten Thatsachen ist ohne Zweifel das Verhalten des Collateralstammes in Figur 21 eine höhere Entfaltung desjenigen der Fig. 20: und die beiden Beobachtungen sind wegen der völligen Übereinstimmung in allen wesentlichen Punkten eben so wie die früher besprochenen Objekte typische Bildungen, welche die einstmalige Kenntnisnahme von noch anderen Entwicklungsphasen vermuthen lassen.

Es bedarf keiner weiteren Erörterung, dass wir es in diesem Abschnitte mit ganz anderen Bildungen zu thun haben als in dem Abschnitte IV, wo der Collateralstamm bei normal gelagerter Medianschlinge gleichfalls etwa in der Mitte des Oberarmes entsteht. Ein Gleiches gilt für die im folgenden Abschnitte aufgeführten Verhältnisse, welche wiederum etwas für sich Bestehendes tragen.

IX.

Die Bildung des Mittelarmnerven kommt dadurch zu Stande, dass an zwei Stellen der Achselhöhle Bündel von dem vorderen äußeren und vorderen inneren Strange des Plexus brachialis zusammentretend die sonst einfache Medianusschlinge in eine doppelte umbilden. Die zwischen diesen befindliche Spalte benutzt ein in verschiedenem Grade entfalteter Collateralstamm nach dem Entstehen aus der Art. brach. zum Durchtritte, um wie in den vorigen Fällen sich zu verhalten. Das Zustandekommen der doppelten Medianschlinge kann dabei ein verschiedenes sein. So lösen sich bei den auf den Fig. 22

und 24 dargestellten Zuständen zwei Nervenäste von dem vorderen medialen Strange des Pl. brachialis ab und begrenzen mit nur einem Aste des lateralen Stranges die Spalte, während in Fig. 23 das Umgekehrte stattfindet[1]. Die obere Schlinge des Medianus entspricht etwa der normalen Lage. Diese Verschiedenheit am Nerven ändert aber, wie mir scheint, nichts an der Homologie der Gefäße.

Auf den drei Holzschnitten, welche Beobachtetes genau wiedergeben, ist der Anfang mit dem Ende eines Processes durch ein Zwischenstadium verknüpft. Eine kurze Besprechung der Holzschnitte erklärt, da Analoges mit früheren Thatsachen hier sich kundgiebt, Alles zur Genüge.

Figur 22: Proximal von der distalen Schlinge des Nerv. medianus entsteht aus der Art. brachialis ein zarter Ast (*r.b.*). Er verläuft durch die Nervenspalte nach vorn und außen zum Musc. biceps und längs dessen medialen Randes mit Ästen an die Haut bis zur Ellenbeuge, wo keinerlei Anastomosen mit anderen Arterien ausgebildet sind (*c*). Eine noch geringere Entfaltung dieses Arterienzweiges konnte bei einem vom Kopfe bis zum Steißbeine 11 cm langen Embryo wahrgenommen werden. Das Gefäß verästelte sich in der Achselhöhle, an den Musc. pectoral. maior und minor und am Oberarme. Die Nerven verhielten sich wie auf der Figur 23, wo das uns interessirende Collateralgefäß nach dem Austritte aus der Nervenspalte unter Abgabe von Zweigen an den Biceps längs desselben und bedeckt von der Oberarmfascie, ohne das Kaliber wesentlich zu ändern, zur Ellenbeuge gelangt. Es senkt sich in die Art. recurrens radialis ein, welche abnormer Weise hinter der Bicepssehne verläuft. Es wird also auch hier wieder ein Vorderarmgefäß durch

---

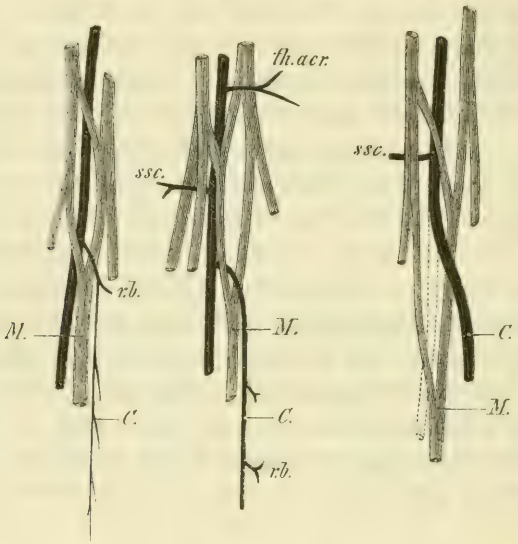
[1] Es ist hier nicht der Ort, des Näheren auf die Varietäten am Nervus medianus einzugehen. Es sei auf den kleinen in der Jenaischen Zeitschrift Bd. III H. 2 u. 3 erschienenen Aufsatz GEGENBAUR's »über das Verhältnis des N. musculo-cutan. zum N. medianus« hingewiesen. Wir werden dort mit der engen Beziehung beider Nerven zu einander bekannt gemacht, auch unter Vorführung einer Beobachtung pag. 262, welche vielleicht mit dem Zustande des auf Figur 23 abgebildeten N. medianus verwandt ist. Hier wie dort ist die Medianusschlinge verdoppelt; hier jedoch liegen die Schlingen dicht an einander, dort ist der laterale Nervenstrang der distalen Schlinge ein Ast des Nerv. perforans, welcher erst nach der Durchbohrung des M. coracobrachialis sich dem Medianus anlagert.

Die Verschiedenheiten beider Zustände beruhen wesentlich nur im Musc. coracobrachialis und werden sich durch die Geschichte des letzteren verstehen lassen.

den Collateralstamm entlastet, auf welchem Principe die weitere Ausbildung des collateralen Gefäßes, und die wechselseitige Rückbildung der normalen Brachialis beruht. Mir ist nur noch das Endstadium dieses Vorganges bekannt, bei dem wir (Figur 24) die normale Art. axillaris bis zur Spalte des Medianus erhalten sehen. Das Gefäß setzt sich, indem es durch die Spalte vor den Nerven gelangt, in die mächtig entwickelte Collateralarterie fort, welche das alleinige Gefäß des Ober- und Vorderarmes darstellt.

So endigt der Process in ähnlicher Weise wie an den früher besprochenen Formenreihen mit der Rückbildung der Art. brachialis. Dieser Erscheinung begegnen wir hier zum vierten Male.

Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24.



Erklärung zu den Figuren 22—24. Bezeichnungen wie früher; *th.acr.* Art. thoracico-akromial. Die Figuren sind nach in Heidelberg angefertigten Präparaten ausgeführt. Die in Figur 24 punktirte Linie deutet den Verlauf der rückgebildeten Art. branchial. an.

Die Thatsachen der letzten drei Abschnitte müssen eine eigene Würdigung erfahren. Denn während wir in dem Collateralstamme der in den Abschnitten III—VI behandelten Objekte eine vererbte Einrichtung sahen, muss man für jene, so lange uns keine Beobachtung vorliegt, wo entweder bei verwandten Säugethieren oder an menschlichen Präparaten mit einem Proc. supracondyl. der Collateralstamm in einer der drei letzthin erwähnten Formen sich trifft, die Annahme rein menschlicher Bildungen gelten lassen. In ihnen ist eine gewisse Imitation des primären Zustandes unverkennbar, sie

erhalten durch die am Medianus auftretenden Variationen ein eigenthümliches Gepräge und bestärken uns dadurch in der Vermuthung, dass jene Collateralstämme keine fixirten Einrichtungen sind. Als imitatorische Bildungen sind sie außer der allgemeinen Ähnlichkeit mit ihrem Vorbilde der im Abschnitte VI dargestellten Verhältnisse desswegen zu betrachten, weil sie alle in ihrer Bedeutung als Muskeläste für den Biceps brachii übereinstimmen, während sie in den ersten Stadien der Ausbildung als feine Äste der Achselhöhle noch zu anderen Theilen (Musculi pectorales, Haut etc.) gehen können. Ein Hauptunterschied scheint aber in dem Gange der Entwicklung der einzelnen Formenreihen darin zu bestehen, dass das Anfangsglied der drei letzten Formenreihen in den gering entfalteten Gefäßen zu suchen ist: während umgekehrt für die erste Formenreihe der vor dem N. medianus lagernde Bicepsast das Endstadium eines regressiven Processes darstellt, dessen Anfang durch die auf den Menschen vererbte mächtige Collateralarterie repräsentirt ist. Die drei letzten Formen können mit der Rückbildung der Brachialis bereits im frühen Embryonalleben angelegt sein, wie ich dies für den Ursprung oberhalb der Medianusschlinge an einem 9 cm langen Embryo beobachtet habe. Es ist daher nicht undenkbar, dass auch diese Formen durch Generationen hindurch wie andere Einrichtungen vererbbar seien.

X.

Alle bisher zur Sprache gekommenen Arterienvarietäten sind auf die Ausbildung von feinen und feinsten Gefäßen zurückzuführen, welche proximal aus der Axillaris oder Brachialis entspringen. Wir gewinnen an der Hand der vorgeführten Thatsachen ein Urtheil über eine Anschauung, welche seit Hyrtl's (Nr. 17, Untersuchungen an vier Embryonen aus dem zweiten und vierten Schwangerschaftsmonate in der Litteratur sich erhalten hat. Sie geht dahin, dass die Arteria brachialis in diesem frühen fötalen Leben regelmäßig proximal vom Ellbogengelenk in die Arteria radialis und ulnaris sich theile und dass diese frühe oder hohe Theilung erst später durch stärkere Wachsthumsenergie gewisser Abschnitte der Arterienwandungen allmählich ausgeglichen würde, wodurch die Theilungsstelle in die Ellenbeuge zu lagern komme. Das Erhaltenbleiben dieses embryonalen Zustandes soll uns also Hemmungsbildungen vorführen. Die

embryonal vorgebildete hohe Theilung muss von dem hohen Ursprunge des einen oder anderen Vorderarmgefäßes sich wesentlich darin unterscheiden, dass bei der ersten alle Äste der Radialis und Ulnaris diesen Gefäßen selbst verbleiben, gerade so wie im normalen Zustande, während hingegen beim hohen Ursprunge die Äste beider Arterien in der Regel aus dem Stamme der Brachialis entstehen. Ferner müssen alle Lagerungsbeziehungen der Weichtheile zu einander bei der hohen Theilung bestehen bleiben, was beim hohen Ursprunge nicht der Fall zu sein braucht.

Gegen die von Hyrtl herrührende Annahme der hohen Theilung[1] werden wir uns nun auf das Äußerste verwahren müssen, weil viele Gründe gegen dieselbe Zeugnis ablegen. Ich nenne deren drei:

Erstens ist keine der in dieser Arbeit aufgeführten Thatsachen, trotzdem sie das Hauptkontingent aller Variationen der großen Gefäßstämme des Oberarmes darstellen, auf eine hohe Theilung zu beziehen. Für jeden einzelnen Fall verbietet es die vom Normalen abweichende Lage des einen Gefäßes (des Collateralstammes, welcher als hohe Radialis meistens auftritt) zum Nerv. medianus. Denkt man sich nämlich die zwei Vorderarmarterien proximalwärts gerückt, so muss die Art. radialis bei ihrem radial gerichteten Verlaufe den Nerv. medianus an dessen hinterer Fläche kreuzen. Das ist aber bei unserem Collateralstamme nie der Fall. Nur ganz wenige sichere Beobachtungen sind mir bekannt geworden, wo bei einem hohen Entstehen der Art. radialis eine derartige Lagerung zum Medianus beibehalten ist, dass an eine hohe Theilung der Brachialis überhaupt gedacht werden könnte. So findet man z. B. bei Quain (Nr. 24. Pl. XXXVII Fig. 2) die Brachialis circa 9 cm proximal vom Gelenke bei normaler Lage zum Medianus am Biceps zum Vorderarme gelangen. Die Existenz eines Proc. supracondyl. verbietet vollends, bei hoch lagernden Vorderarmgefäßen wegen der Lagebeziehungen der Theile zu einander ernstlich von einer hohen Theilung im Hyrtl'schen Sinne zu sprechen. Dess-

[1] Unter anderen Autoren gründet Krause (Nr. 19 pag. 266) auf Hyrtl's Angaben folgende Ansichten. Er sagt: »In so fern beim Fötus die hohe Theilung konstant ist, kann man das Vorkommen derselben beim Erwachsenen als Hemmungsbildung, d. h. Stehenbleiben auf einer fötalen Entwicklungsstufe, bezeichnen.« Da die Thatsache, von der Krause ausgegangen ist, in Wahrheit nicht existirt, so ist auch der auf ihr begründete Schluss mit dem Thatbestande nicht in Übereinstimmung.

wegen jedoch, weil wir uns einen jeden Zustand durch die Ausbildung collateraler Äste erklären können, verwerfen wir die hohe Theilung auch für die wenigen Fälle, wo die Lage keinen Einspruch gegen sie erhebt: auch desswegen, weil noch andere Argumente anzuführen sind. So müssen wir zweitens nach eigenen Untersuchungen die als Thatsache angenommene embryonale hohe Theilung als nicht bestehend zurückweisen. Dieser Punkt erfordert eine kurze Mittheilung von Untersuchungen.

Die Oberarme sehr junger menschlicher Embryonen wurden von mir an Schnittserien, diejenigen der Embryonen von 5 bis zu 17 cm Scheitel-Steißlänge, und die Oberarme älterer Embryonen und Neugeborener mit dem Scalpell auf die Arterienverzweigungen hin studirt. Es würde den Leser ermüden, wenn ihm alles Einzelne vorgeführt würde. Es möge ihm das Resultat genügen: Bei keinem einzigen Objekte war etwas auf eine hohe Theilung Beziehbares wahrzunehmen. Da, wo keine Varietäten, hohe Ursprünge vorlagen, spaltete sich die Brachialis distal von der Ellenbeuge in die Art. ulnaris und radialis.

Bemerkenswerth erschien mir die relativ schwach entwickelte Radialis in den frühesten Stadien, in denen sie mehr als Ast der Brachialis, resp. Ulnaris-Interossea erschien. An mehreren embryonalen Objekten war etwa in der Mitte des Humerus der vor dem Nerv. medianus verlaufende Bicepsast vorhanden. So entstand derselbe z. B. bei einem 11 cm langen Embryo 0,3 cm proximal der Mitte des 2,8 cm großen Humerus, bei einem 13 cm langen Exemplar 0,2 cm distal der Mitte des 3,2 cm langen Oberarmes. An dem Arme eines Neugeborenen gelangte der Ast als Art. radialis zum Vorderarme. In drei Fällen (Embryonen von 9, 10 und 11 cm, deren Humeri 2,1 : 2,8 : 3,2 cm lang waren) war das in der Achselhöhle über der normal gelagerten Medianusschlinge befindliche Gefäß stark entwickelt. Es verzweigte sich in der Achselhöhle, an die Musculi pectorales, coracobrach. und biceps brachii. In dem einen Falle verhielt sich dieses Gefäß gerade so wie auf Fig. 19, d. h. es hatte die ganze Art. brach. ersetzt, welche nur bis zum Ellbogengelenke sich ausbreitete etc. Kurz, es ergab sich keine einzige Thatsache, welche eine embryonale hohe Theilung der Arteria brachialis bekundete.

Für die Hyrtl'schen Angaben, welche den unserigen durchaus widersprechen, liegt die Fehlerquelle vielleicht darin, dass diesem Autor mehrere Präparate mit hohem Ursprunge vorlagen, dass aber

die Nerven nicht berücksichtigt wurden, welche vor einem Irrthume hätten bewahren können.

Geben wir also für die Zukunft getrost den Unterschied einer hohen Theilung der Vorderarmarterien und eines hohen Ursprunges zu Gunsten des letzteren auf, und suchen alle Formen durch das Auffinden von brauchbaren Serien fernerhin verständlicher zu machen.

Ich möchte diese Arbeit nicht abschließen, ohne auf zwei im Gefäßsystem der oberen Extremität zu Tage tretende Erscheinungen und deren Bedeutung hingewiesen zu haben. Die eine Erscheinung betrifft das beiderseitige Auftreten von Varietäten des Oberarmes, die andere die Entwicklung der Gefäße desselben.

In dem beiderseitigen Auftreten von Arterienvarietäten finden wir eine neue Bekräftigung der Anschauung, dass die Varietäten nicht durch zufällig auftretende Ursachen hervorgerufen sein können; denn es müsste uns immerhin seltsam erscheinen, wie gleiche Zustände durch einen Zufall an den beiden Seiten eines Individuums entstehen könnten. Die Thatsache dieser Varietätenkombination drängt uns vielmehr wieder zu der Annahme hin, dass die für die Entstehung von Varietäten wirksamen Kräfte tief in die innerste Organisation eingreifende sein müssen, welche mit der bilateralen symmetrischen Einrichtung des Körpers im vollsten Einklange stehen.

Die Thatsache der doppelseitigen Varietäten ist seit lange bekannt, sie findet sich bei Broca, Gruber, Krause u. A. angeführt. Man muss Krause vollkommen Recht geben, wenn er sagt, dass das Studium dieser Varietäten in Zukunft für das Verständnis der Arterienvarietäten überhaupt von Bedeutung zu werden verspricht. Ich habe längere Zeit auf das beiderseitige Auftreten von Varietäten geachtet und viele einschlägige Thatsachen beobachten können. Fast für alle in dieser Arbeit aufgeführten Varietätentypen habe ich ein beiderseitiges Auftreten gesehen. Zuweilen ist das Auffinden ein und desselben Typus an den beiden Extremitäten äußerst schwierig, weil verschiedene Entwicklungsphasen rechts und links vorliegen, welche bei oberflächlicher Betrachtung ganz verschiedenartige Abweichungen vortäuschen, und gänzlich übersehen werden können. Als Beleg hierfür und zugleich als Illustration, wie weit die an beiden Seiten sich darbietenden Zustände, trotzdem sie einer und der-

selben Grundform zugehören, aus einander gehen können, erwähne ich die in Fig. 10 *r* und 10 *l* sich darbietenden Verhältnisse. Auf der rechten Seite hat sich der Process. supracondyl. erhalten, hinter ihm liegt der Nerv. medianus und die auf ein winziges Kaliber reducirte Art. brachialis. Der Collateralstamm, proximal der Humerusmitte entspringend, ersetzt die letztere. Auf der linken Seite hingegen deuten der Nerv und die Art. brach. nur noch durch ihre Lage unweit vom Ligam. intermusculare intern. auf den einstmalig vorhanden gewesenen Proc. supracond. hin. Die Art. brachialis hat sich erhalten, setzt sich am Vorderarm als Ulnaris und Interossea fort, während der Collateralstamm nur die Art. radial. ersetzt, aber distal der Humerusmitte entsteht. In denjenigen Fällen, wo bei der Reduktion des Proc. supracond. auf einer Seite Nerv und Arterie vorwärts gerückt sind, wird die Übereinstimmung des Typus auf beiden Seiten noch mehr verwischt. Auch dieses wurde beobachtet: und manches Andere, welches mich immer mehr in der Annahme bestärkte, dass man an bestimmten Typen der Arterienvarietäten des Oberarmes festhalten müsse und dass die Annahme ihres zufälligen Auftretens nur auf schwachen Fundamenten ruhe.

Aus diesen Bemerkungen erhellt, wie ich glaube, ohne Weiteres, wie irrelevant es ist, in dem Sinne Gruber's Statistik über das Auftreten beiderseitiger Arterienvariationen mit Massenmaterial zu führen. Die Statistik hat hier nur einen Werth, wenn die sorgfältigste Beobachtung und Berücksichtigung aller Erscheinungen vorausgegangen ist. So sollen nach Gruber die beiderseitigen Anomalien die weniger vorherrschenden sein. Das ist allerdings der Fall, wenn man eine gleiche Ausbildung der beiderseitigen Varietäten erwartet. Wenn Gruber (Nr. 14 pag. 555) an anderer Stelle sagt, dass »mit dem hohen Ursprung der Interossea (darunter ist aber die bis auf das Gebiet der Interossea rückgebildete Art. brachialis zu verstehen) an einem Arme ziemlich häufig (1/3 der Fälle) Anomalien anderer Arterien am anderen Arme auftreten«, so spricht das zu unseren Gunsten. Auch Lauth spricht sich in gleicher Weise wie Gruber aus (Nr. 20 pag. 48): fréquemment j'ai trouvé que s'il existait une variété d'un côté, il y en avait une aussi du côté opposé. Trés souvent cependant ces variétés n'étaient pas identiquement les mémes.

Eine Reihe von Beobachtungen an menschlichen Föten der verschiedensten Größe haben mich gelehrt, dass bereits in sehr frühen Zeiten beim Menschen die in der Arbeit aufgeführten Varietäten bei-

derseitig angetroffen werden. Diese Thatsache, zusammengehalten mit der weiter unten aufgeführten, macht es wahrscheinlich, dass eben so wie die größeren Gefäßbahnen der oberen Extremität auch gewisse Varietäten als ererbte Zustände, vielleicht nur in Generationen zu Tage treten.

Was den zweiten Punkt betrifft, so besteht für den Gefäßapparat der oberen Extremität zu keiner Zeit, über welche von mir Untersuchungen geführt wurden, ein gleichmäßig ausgebildetes Netzwerk, wie es Baader und Krause (Nr. 19 pag. 267 annehmen. Außer den in der Einleitung angeführten Wahrscheinlichkeitsgründen könnten noch andere für diesen Satz sprechende aufgeführt werden. Ich übergehe diese und berufe mich auf Thatsächliches.

Es wurden die Oberextremitäten von sehr kleinen Embryonen, von 2,5 bis zu 6 cm Scheitel-Steißlänge in Serien zerlegt und dem mikroskopischen Studium unterbreitet. Die Oberarme besaßen eine Länge von circa 0,3—0,8 cm. Noch jüngere Stadien wurden nicht untersucht, da das an den vorliegenden Objekten sich offenbarende Resultat ein allzu eklatantes war. Es zeigte sich nämlich, dass bereits an allen Embryonen die großen Gefäße der Extremität als solche ausgebildet waren. An dem kleinsten Objekte war die Art. brachialis in ihrer normalen Lage zum N. medianus vorhanden, mit sehr zarten Wandungen an ihren distalen, mit derberen an den proximalen Abschnitten versehen. In der Regio axillaris gingen von der Axillaris die nach ihrem Verlaufe bestimmbaren Äste als Art. subscapularis, Art. circumflexa humeri post etc. ab; sie waren sehr deutlich ausgebildet, ihre Wandungen bestanden außer einer Epithelauskleidung nur aus zartem Gewebe. Massenhafte kernhaltige Blutkörperchen, an denen ich Kerntheilungsfiguren in verschiedenen Stadien wahrnahm, füllten die Gefäße. Im Verlaufe der Brachialis am Oberarm konnten nur wenige kleine Äste nachgewiesen werden.

Wollte man gegen diese entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen dennoch die Annahme eines gleichmäßigen Netzwerkes der Gefäße in noch früheren Stadien aufrecht erhalten, so wird ein direkter Nachweis geliefert werden müssen. Jedenfalls ist von einem solchen Netzwerk bei einem circa 2,5 cm großen und größeren Embryonen nichts mehr sichtbar.

Da jene Annahme eines einstmaligen gleichmäßigen Netzwerkes eben eine Annahme war und überhaupt unseren Anschauungen über die Organisation allzusehr entgegensteht, so scheint es gewiss ge-

boten sie aufzugeben, so lange keine triftigen Gründe für dieselbe beigebracht worden.

Ich beschließe diese Abhandlung in der Hoffnung, Aufklärungen für ein allerdings sehr kleines Gebiet der Morphologie gegeben zu haben, mit der Überzeugung, dass bei weiterer eingehender Prüfung des Thatbestandes manches hier Niedergelegte wird modificirt werden müssen, da selbst das redlichste Bestreben nicht zu einem endgültigen Abschlusse hinführt.

Litteratur-Verzeichnis.

1) A. Baader, Über die Varietät der Armarterien des Menschen und ihre morpholog. Bedeutung. Inauguraldissert. Bern 1866.
2) Barkow, Die angiolog. Sammlung i. anatom. Museum der königl. Universität Breslau. Breslau 1869.
3) Bourgery, Anat. descript. ou physiologique. Paris 1835. T. IV. Traité complet de l'anatomie de l'homme comprenant la médicine opérative. Paris 1836. T. IV.
4) C. Giacomini, Della prematura divisione dell' arteria del braccio. Torino 1874.
5) W. Gruber, Neue Anomalien als Beitr. z. phys. chir. u. patholog. Anatomie. Berlin 1849.
6) —— Abhandlung aus d. menschl. u. vergl. Anatomie. St. Petersburg 1852.
7 —— Zur Anat. der Art. radialis. Archiv f. Anat. u. Phys. 1864.
8 —— Ein Nachtrag zur Kenntnis des Proc. supracond. (int.) humeri des Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1865. pag. 367—376.
9 —— Anom. Verlauf des Nerv. med. vor d. Musc. pron. teres, bei Durchbohr. etc. Arch. f. Anat. u. Phys. 1867.
10) —— Über die neue und konst. oberfl. Ellbogenbeugeschlagader des Menschen (A. plicae cubiti superfic.). Zeitschr. d. k. k. Gesellschaft zu Wien. Jahrg. VIII. Bd. I. 1852.
11 —— Abhandlung aus d. menschl. u. vergl. Anatomie. St. Petersburg 1854.
12 —— Dreiwurzelige Art. radial. Arch. f. Anat. u. Phys. 1870. pag. 180 bis 188.
13) —— Über die Varietät des Musc. brach. intern. Bulletin de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. T. XII. 1868.
14 —— Zweiter Nachtrag z. Kenntnis des Proc. supracond. int.) humeri des Menschen. Bull. de l'acad. impér. de St. Pétersbourg 1868. T. XII.
15) —— Monogr. des Canal. supracondyl. humeri und des Proc. supracond.

humeri et femoris der Säugethiere und des Menschen. Mém. des sav. étrang. de l'académie imp. des sc. de St. Pétersbourg. T. VIII.

16 Hildebrandt, Handb. d. Anat. d. Mensch. IV. Aufl. Bd. II. Braunschweig 1830.

17 Hyrtl, Med. Jahrbücher des k. k. österreich. Staates 1839. Bd. XXIX. oder Neueste Folge XIX. Bd.

18 W. Krause, Handb. d. menschl. Anat. von C. Fr. Krause. Bd. III. Hannover 1880.

19 —— Gefäßlehre des Menschen von J. Henle. Braunschweig 1868.

20 Lauth, Mémoires de la société d'histoire natur. de Strasbourg. T. I. Livr. sec. Paris 1830.

21 Lebougq, Le foramen supra-condyl. intern. de l'humérus hum. Gand 1877.

22 Münz, Handb. d. Anat. des menschl. Körpers. Bd. II. Landshut 1821 mit Abbild. zur Gefäßlehre.

23 Nuhn, Beobachtungen u. Untersuchungen aus dem Gebiete der Anatomie, Physiologie und praktischen Medicin. Heidelberg 1849.

24 R. Quain, The anatomy of the arteries of the human body with its applic. to pathol. and operat. surgery in Lithogr. Drawings with practical commentaries. London 1844.

25 Schwegel, Über einige Gefäß-Varietäten des menschl. Körpers mit Bezugnahme auf Chirurgie und Physiologie. Vierteljahrschr. f. d. prakt. Heilkunde, herausgeg. von d. medicinischen Fakultät in Prag. Jahrg. 1859. Bd. II oder Bd. 62 d. ganzen Folge pag. 121—133.

26 S. Th. v. Sömmering, Vom Bau des menschl. Körpers. Umgearb. von Valentin. Bd. IV. 1841.

27 Fr. Tiedemann, Supplem. ad tabul. arter. corpor. hum. Heidelberg 1846.

Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugethiere.

Von

Dr. J. E. V. Boas

in Kopenhagen.

Mit Tafel XVIII.

Die in der Überschrift genannten Gebilde gehören z. Th. — es gilt dies besonders dem Pferdehuf und dem menschlichen Nagel — zu den in descriptiv-anatomischer und histologischer Hinsicht ausführlichst und best behandelten Organen[1]. Wie so oft, ist dasselbe eben nicht mit der Morphologie derselben der Fall, welche bis jetzt sehr wenig die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen hat. Hierdurch dürfte die Publikation der nachstehenden Skizze, welche einige wenige Ergebnisse enthält, die durch gelegentliches Studium des Pferdehufes und hierdurch angeregten Vergleich mit verschiedenen verwandten Gebilden gewonnen wurden, genügend motivirt sein. Von einer ausführlicheren Behandlung der Aufgabe musste aus verschiedenen Ursachen Abstand genommen werden, wesshalb es mich freuen würde, wenn etwa Andere den Faden weiter verfolgen würden; es wird sich bei weiterem Nachsehen gewiss noch viel Interessantes ergeben.

[1] Vgl. besonders: J. Henle, Handb. d. syst. Anatomie des Menschen. 2. Bd. (Eingeweidelehre). 1866. — Leisering und Hartmann, Der Fuß des Pferdes in Rücksicht auf Bau, Verrichtungen und Hufbeschlag. 5. Aufl. 1882. — O. Siedamgrotzky, Über die Struktur u. d. Wachsthum der Hornscheiden der Wiederkäuer u. d. Krallen der Fleischfresser. 1871. (Sep. aus d. Ber. ü. d. Veterinärwesen im Königreiche Sachen f. d. J. 1870. — Gurlt, Handb. d. vgl. Anat. d. Haussäugethiere. 5. Aufl. Neu bearb. v. Leisering u. Müller 1873.

Der *Nagel* des **Menschen** (Fig. 1 und 10 ist eine Hornplatte mit zwei ungefähr parallelen Seitenrändern, mit einem gerade abgeschnittenen, von einem Hautwall gedeckten proximalen und einem konvexen freien distalen Rande. Der Nagel ist sowohl von rechts nach links als von vorn nach hinten, am stärksten in ersterer Richtung gewölbt. Die Wölbung ist, was die Hände betrifft, in beiden Richtungen am schwächsten am Daumen-Nagel, am stärksten am Nagel des fünften Fingers ausgeprägt. Der Nagel deckt den vorderen (größeren) Theil der dorsalen Seite des letzten Fingergliedes und ist mit Ausnahme seines vorderen Randes mit demselben innig verbunden. Die Unterseite und das vordere Ende desselben Fingergliedes ist eben so wie die Unterseite der übrigen Hand, die Partien unterhalb der Gelenke ausgenommen, mit regelmäßigen parallelen Furchen versehen, zwischen welchen die Öffnungen der Schweißdrüsen sich befinden: dieser Partie gehen Haare und Talgdrüsen gänzlich ab. Zwischen der vorderen Anheftung des Nagels und diesem gefurchten Theil der Haut findet sich eine schmale, nach hinten geneigte glatte oder unregelmäßig gerunzelte Fläche (*s*), an welcher gewöhnlich lose Hornschüppchen zu bemerken sind.

Vergleichen wir hiermit einen der niedrigeren **katarrhinen Affen** (Cercopithecus etc.), so finden wir Folgendes (Fig. 2 und 11). Die Nägel sind erstens sowohl von rechts nach links als von vorn nach hinten stärker gewölbt; übrigens ist eben so wie beim Menschen der Daumen-Nagel am wenigsten, der Nagel des kleinen Fingers am stärksten gewölbt. Ferner ist — ich bitte auf diesen Punkt speciell die Aufmerksamkeit zu richten — die kleine Fläche (*s*), welche zwischen der distalen Anheftungslinie des Nagels und dem gefurchten Theil der Haut des Fingers liegt, weit größer als beim Menschen; dieselbe ist nicht nach hinten sondern nach oben und etwas nach vorn gerichtet; in Folge dessen ragt das vordere Ende des Nagels weiter nach vorn als beim Menschen[1]. Die genannte kleine Fläche (*s*) ist mit einer lockeren Hornmasse bedeckt, welche beim Menschen nur andeutungsweise vorhanden ist.

Von den **platyrrhinen Affen** habe ich eine Cebus-Art und eine Chrysothrix untersucht. Die Nägel des Cebus unterscheiden sich wesentlich nur dadurch von denen der katarrhinen Affen, dass die Wölbung von rechts nach links stärker ist (dasselbe ist ebenfalls,

[1] Diese Bemerkungen gelten jedoch nicht für den Daumen, welcher sich wesentlich wie beim Menschen verhält.

aber weniger ausgeprägt, mit der Wölbung von vorn nach hinten der Fall); übrigens sind die Verhältnisse beinahe dieselben, namentlich hat die Fläche *s* ungefähr dieselbe Entwicklung. — Chrysothrix unterscheidet sich wesentlich nur dadurch, dass die Wölbung des Nagels von rechts nach links dagegen nicht diejenige von vorn nach hinten noch etwas stärker ist als bei Cebus[1].

Wenn wir den Fuß eines mit »*Krallen*« versehenen Säugethieres mit der soeben beschriebenen Affenhand vergleichen, werden sich die Unterschiede, namentlich wenn wir einen mit nicht zu stark gebogenen Krallen besetzten Fuß — etwa eines Igels, einer Ratte etc. — für den Vergleich anwenden, als keine besonders große herausstellen. Die Partie *s* Fig. 3 und 12 ist stärker entwickelt, übrigens mit derselben lockeren Hornmasse[2] — dem Sohlenhorn der Veterinär-Anatomie — bedeckt. Ferner ist der Nagel — die Krallenplatte der Veterinäre — in der Richtung von rechts nach links so stark zusammengebogen, dass die Seitenränder sich einander stark nähern. Die Seitenränder sind im Vergleiche mit der Mitte des Nagels kurz, was damit in Zusammenhang steht, dass die Seitentheile dünner sind, als die oft sehr verdickte Mittelpartie, und wahrscheinlich aus einer etwas lockeren Hornmasse bestehen, wodurch sie ungemein schnell der Abnutzung oder Zerbröckelung anheimfallen. In der Richtung von vorn nach hinten ist die Krallenplatte in sehr verschiedenem Grade gewölbt, zuweilen nicht stärker als beim Menschen oder bei den Affen, öfters aber weit stärker. — Der gefurchten Unterfläche der Hand und der Finger des Menschen entsprechen die Sohlen- und Zehenballen, welche eben so wie die homologen Partien der Menschen- oder Affenhand haarlos, mit einer dicken elastischen Hornschicht bedeckt sind und zahlreiche Schweißdrüsen enthalten[3].

[1] Bei Hapale, welche der Chrysothrix nahe verwandt ist, sind die Nägel — mit Ausnahme desjenigen des Hinterfußdaumens — zusammengebogene Platten geworden (die Wölbung von rechts nach links ist sehr stark geworden); auch die Wölbung in der Richtung von vorn nach hinten ist bei Hapale stärker, eben so wie die Fläche *s* etwas umfänglicher geworden ist.

[2] Bei einigen Formen — unter den von mir untersuchten z. B. bei Dasyprocta — ist diese Hornmasse fester; vgl. die Ungulaten.

[3] Die beste mir bekannte Beschreibung einer Säugethier-Kralle findet man

Wir gehen jetzt zu einer Betrachtung der als *Hufe* und *Klauen* bezeichneten Gebilde über, von welchen wir zuerst die der Perissodactylen durchgehen wollen.

Der Huf des **Rhinoceros** (Fig. 4) entspricht genau der Krallenplatte + dem Sohlenhorn eines Igels, Hundes oder anderen »Krallenthieres«. Derselbe ist dadurch ausgezeichnet, dass das Sohlenhorn eine dicke, sehr feste Hornplatte bildet, welche mit dem distalen Rande der der Krallenplatte entsprechenden Partie innig verbunden ist, während das Sohlenhorn der krallentragenden Säugethiere meistens ganz locker ist. Die Krallenplatte ist beim Rhinoceros breit und kurz, die den Seitenrändern des menschlichen Nagels entsprechenden Theile derselben sind eben so wie bei den meisten Krallenthieren einander sehr stark genähert, und zwar ist die Krallenplatte derartig zusammengebogen, dass die seitlichen Partien (*a'*) mit dem mittleren, ziemlich flachen Theil des Hufes spitze Winkel bilden. Die Krümmung in der Richtung von vorn nach hinten (oben nach unten) ist dagegen sehr schwach. Hinter den Hufen findet sich beim Rhino-

---

in der oben (pag. 389 Anm.) citirten Abhandlung von Siedamgrotzky, in welcher eine genaue Darstellung des Baues der Kralle des Hundes und der Katze sich findet. Für diejenigen, welche sich für den specielleren Bau der Kralle interessiren und etwa die citirte Abhandlung nachschlagen wollen, bemerke ich Folgendes. Die Partie *a'* in Siedamgrotzky's Fig. 2 Taf. III — welche eine ausgeschuhte in der Mitte durchschnittene Hundekralle von innen gesehen darstellt — entspricht der hinteren blassen Partie des menschlichen Nagels (deren von dem Nagelwall nicht bedeckter Theil als Lunula bezeichnet wird); die derselben (*a'*) entsprechende papillentragende Cutis-Partie ist der »eigentlichen Matrix« (Henle) des menschlichen Nagels (der »Fleischkrone« oder »Kronenwulst« des Pferdes) homolog. Die mit dem Buchstaben *a* (in derselben Figur) bezeichnete, vor *a'* liegende Partie entspricht der an der lebenden Hand röthlichen Partie des menschlichen Nagels, welche zwischen dem vorderen Rand der Lunula und dem hinteren Rand der vordersten hellrothen Zone des Nagels liegt; der derselben entsprechende Theil der Cutis ist mit niedrigen, wallartigen, der Länge der Kralle nach verlaufenden Erhöhungen besetzt (an der menschlichen Hand ist derselbe Theil mit höheren eben so verlaufenden Wällen versehen; entspricht der »Fleischwand« des Pferdes); dieser Theil wird von Sied. pag. 38) als »der übrige Theil der Matrix« bezeichnet. Die Partie *b* in Siedamgrotzky's Figur entspricht der vorderen hellrothen Zone des menschlichen Nagels, demjenigen Theil des Nagels (α—β meiner Fig. 10), welcher durch eine Fortsetzung der weicheren Hornschicht der Sohle vom Rete Malpighii getrennt ist (während die hinteren Theile bekanntlich demselben direkt aufliegen); ganz dasselbe ist auch mit dem entsprechenden Theil der Kralle (dessen Cutispartie von S. unrichtig der Fleischwand des Pferdes parallelisirt wird) der Fall; derselbe ist aber an der Kralle in seinen seitlichen Partien (nicht in der Mitte) weit stärker als am menschlichen Nagel entwickelt.

ceros an jedem Fuß bekanntlich ein großer gemeinschaftlicher Zehenballen[1] — den Zehenballen der Krallenträger und der gefurchten Haut der Unterfläche der menschlichen Finger entsprechend —, welcher nach den kleinen Theilen zu urtheilen, welche an den vorliegenden ausgeschuhten Rhinoceros-Hufen festsitzen, eben so wie die entsprechenden Partien bei den vorhin erwähnten Säugethieren mit einer sehr dicken elastischen Hornschicht bedeckt ist.

Der Huf des Pferdes (Fig. 6 u. 13) bietet, wenn wir denselben mit dem Huf des Rhinoceros — seines nächsten und zwar ziemlich nahen Verwandten unter den jetzt lebenden Säugethieren — vergleichen, keine größeren Schwierigkeiten dar. Derselbe besteht bekanntlich aus drei Hauptpartien, welche von den Veterinär-Anatomen als die Hornwand, die Hornsohle und der Hornstrahl bezeichnet werden. Die Hornwand, welche dem Nagel oder der Krallenplatte homolog ist, unterscheidet sich dadurch von dem entsprechenden Theil des Rhinoceros-Hufes, dass die Vorderfläche in der Richtung von rechts nach links weit konvexer ist und dass die umgebogenen lateralen Theile, welche beim Rhinoceros ungefähr gerade nach innen nach der Mitte des Hufes zu gerichtet waren, hier schräg nach innen und vorn gerichtet sind, so dass sie mit einander einen nach hinten offenen, spitzen Winkel bilden; sie werden von den Veterinär-Anatomen als die Eckstreben oder Eckstrebenwände bezeichnet. — Die Hornsohle (dem Sohlenhorn der Krallenträger homolog) weicht nicht wesentlich von der entsprechenden Partie beim Rhinoceros ab.

In dem Winkel, den die Eckstreben mit einander bilden, liegt der dritte Haupttheil des Pferdehufes, der Hornstrahl. Nach der bisher allgemein herrschenden Auffassung ist derselbe ein den Einhufern allein zukommendes Bauelement. Diese Anschauung ist jedoch falsch. Man denke sich, dass die beiden Seitenzehen des Rhinoceros verschwinden, so dass nur die Mittenzehe mit ihrem Zehenballen zurückbleibt; man stelle sich ferner vor, dass der ganze Huf so zu sagen zusammengebogen wird, so dass die Vorderseite stark gewölbt wird, und die Seitenecken (n'') nach hinten, die Eckstreben nach vorn gerichtet werden — dann wird der Zehenballen, wenn sonst nichts geändert wird, in den Winkel zwischen den beiden Eckstreben eingeschlossen werden. Dies ist aber eben was beim

[1] Bei allen Ungulaten sind die Zehen jedes Fußes, mit Ausnahme der distalen Enden, mit einander verwachsen, das heißt von einer gemeinsamen Haut umgeben, was auch eine Verwachsung der Zehenballen mit sich führen kann.

Pferde stattgefunden hat: Der Strahl ist mit anderen Worten der Zehenballen der Mittelzehe, welcher durch die geänderte Richtung der Eckstreben zwischen dieselben hineingerückt und dadurch in einen engeren Verband mit dem Huf getreten ist.

Dass der Strahl (das heißt der Hornstrahl, das zugehörige Rete Malpighii und die unterliegenden Bindegewebsbildungen) des Pferdes dem Zehenballen der Mittelzehe anderer Säugethiere entspricht, wird auch von der näheren anatomischen Analyse bekräftet. Die Zehenballen der Säugethiere sind bekanntlich meistens dicke Bindegewebspolster, welche, von elastischen Fasern in reichlichstem Maße durchwoben, von einer dicken elastischen Hornschicht bedeckt und mit Schweißdrüsen versehen sind. Ganz dieselben Charaktere besitzt aber der Strahl des Pferdes: das elastische Bindegewebspolster wird durch das sogenannte Strahlkissen repräsentirt, die Hornschicht ist dick und in Gegensatz zu dem übrigen Hufhorn sehr elastisch (ferner speciell dem homologen Gebilde des Rhinoceros sehr ähnlich), und der Strahl ist mit Schweißdrüsen[1] versehen. Nach alle Dem kann es wohl kaum angezweifelt werden, dass der Strahl wirklich einem Zehenballen homolog ist[2].

Von den *Klauen* der Artiodactylen[3] wollen wir zunächst die des Schweines betrachten.

Beim **Schweine** (Fig. 7) ist die Hornwand (der Nagel) stark um ihre Längsachse gebogen, und zwar so, dass man eben so wie bei der Mehrzahl der übrigen Artiodactylen, eine innere (das heißt: der Mitte des Fußes zugewendete), ungefähr plane, und eine äußere

[1] Zuerst von Ercolani (schon im Jahre 1861) beschrieben. — Beim Esel sind sie in größerer Anzahl als bei E. caballus vorhanden Piana, Della Struttura delle Glandule a tubo etc. in: Memorie d. Accad. d. Bologna 3. Ser. Tome VI pag. 281). Im Strahl des Pferdes sind ferner auch Pacini'sche Körperchen vorhanden, welche eben so im Zehenballen der Carnivoren gefunden wurden.

[2] Wie ich nachträglich finde, ist dieselbe Auffassung schon früher — allerdings nur beiläufig und ohne nähere Motivirung — von Möller (Entwicklungsg. des Hufes in: Gurlt's und Hertwig's Mag. f. d. ges. Thierheilkunde 38. Jahrg. pag. 359) ausgesprochen worden.

[3] Die nachstehenden Vergleiche zwischen den Klauen der Artiodactylen und den übrigen hier behandelten Gebilden stimmen mit der Auffassung der Veterinäre sehr wenig überein. Es würde uns aber zu weit führen auf eine nähere Auseinandersetzung dieser Unterschiede einzugehen.

konvexe Fläche unterscheiden kann; die Eckstreben fehlen oder sind nur eben (am äußeren Rand) angedeutet. Eine Krümmung des Nagels von vorn nach hinten (oben nach unten) fehlt eben so wie bei den meisten übrigen Ungulaten. — Es ist eine kleine feste Hornsohle vorhanden, welche hinten konkav ausgeschnitten ist: der Ausschnitt wird von dem vorderen Theil des Zehenballens ausgefüllt. Der Zehenballen grenzt, da die Eckstreben, wie oben bemerkt, fehlen, unmittelbar an die Hornsohle, von welcher er ganz scharf begrenzt ist; derselbe erscheint, eben so wie die Zehenballen der Krallenträger, als ein weiches nacktes elastisches Polster[1]. Die Zehenballen der beiden Hauptzehen (III u. IV) verschmelzen hinten mit einander und sind außerdem noch mit denen der Nebenzehen durch eine Hautpartie verbunden, welche nur einzelne Haare trägt. Der Zehenballen liegt — was übrigens eben so beim Pferde der Fall ist — nicht nur unter dem letzten sondern auch unter dem vorletzten Zehengliede. Alle vier Zehen verhalten sich wesentlich ähnlich. — Mit dem Schweine stimmt Dicotyles, den ich ebenfalls untersuchen konnte, fast ganz überein. Bemerkenswerth ist nur, dass die Hautpartie, welche die vier Zehenballen jedes Fußes verbindet, ganz haarlos ist bei Dicotyles sind mit anderen Worten, eben so wie bei Hippopotamus, alle vier Zehenballen mit einander verschmolzen.

Von den Hirschen habe ich das Elenthier (Alces palmatus), das Reh (Capreolus capreolus) und den Edelhirsch (Cervus elaphus) untersucht. Wir beschreiben zunächst die Klauen des ersteren (Fig. 8).

Die Hornwand hat wesentlich dieselbe Form wie beim Schwein: die Eckstreben sind weniger rudimentär, klein, aber deutlich. Die Hornsohle ist von derjenigen des Schweines dadurch verschieden, dass der hintere konkave Ausschnitt derselben noch weit tiefer geworden ist, so dass die ganze Hornsohle auf ein schmales Gebräme reducirt ist, welches dem unteren Rande der Hornwand entlang läuft. Um so stärker ist der vordere Theil des Zehenballens entwickelt, welcher, den ganzen Ausschnitt ausfüllend, fast bis an die Spitze der Klaue reicht. Wenn man letztere von der Unterseite betrachtet, ragt der Zehenballen — eben so wie beim Schwein — über das Niveau der Hornsohle empor: die Oberfläche der letzteren liegt in einer Rinne zwischen dem unteren Rande der Hornwand und dem Zehenballen. Das Horn des Zehenballens

[1] Schweißdrüsen wurden bisher nicht in derselben aufgefunden.

ist — wie gewöhnlich — weicher als das der Hornsohle. Auch die entsprechenden Partien der Lederhaut sind verschieden: die der Hornsohle ist mit unregelmäßigen Längenfurchen und kurzen Papillen versehen, während die des Zehenballens ohne Furchen und mit längeren Papillen besetzt ist[1]. Der Zehenballen ist mit einem dem Strahlkissen des Pferdes entsprechenden elastischen Polster versehen, welches in seinem vorderen Theil jedoch sehr dünn ist.

Die Klauen des Rehs stimmen mit den soeben beschriebenen fast ganz überein. Es sei nur bemerkt, dass die Hornsohle dem Innenrande entlang breiter und deutlicher ausgebildet ist, während sie am Außenrande schmaler und undeutlicher wird.

Beim Edelhirsch ist keine Spur einer besonderen Hornsohle zu entdecken: der Zehenballen hat dieselbe vollends verdrängt (oder ist mit den Überresten der Hornsohle ohne Grenze verschmolzen) und nimmt jetzt den ganzen Raum zwischen den unteren Rändern der Hornwand ein. Ferner ist die Hornschicht des Zehenballens derartig differenzirt, dass der vordere, größere, Theil desselben fester geworden ist und nur der hinterste Theil die ursprüngliche Weichheit bewahrt hat[2].

Die Klaue des Rindes schließt sich an diejenige des Elenthieres oder des Rehs: es ist jedoch die Reduktion der Hornsohle noch bedeutend weiter gegangen, so weit, dass sie, wie es scheint, bisher ganz übersehen wurde: denn was als Hornsohle des Rindes be-

[1] Auch beim Schweine ist ein ähnlicher Unterschied in der Länge der Papillen vorhanden und zwar sind die des Zehenballens ungemein lang (weit länger als beim Elen).

[2] Es könnte vielleicht Jemand geneigt sein diejenige Partie der Edelhirsch-Klaue, die ich als den vorderen Theil des Zehenballens in Anspruch genommen habe, als Hornsohle aufzufassen. Der Vergleich mit anderen Artiodactylen macht jedoch eine solche Annahme wenig wahrscheinlich. Die Hornsohle ist schon bei den Schweinen klein, beim Elen und Reh ist sie noch weit mehr rückgebildet; es würde demnach gewiss recht wunderbar sein, wenn sie beim Edelhirsch so stark entwickelt wäre, wie sie es nach jener Annahme sein würde (vgl. auch die nachstehende Beschreibung der Rindsklaue).

Eine andere Frage möchte ich an dieser Stelle berühren. Die Hirsche zerfallen nach den Untersuchungen von Brooke (Proc. Zool. Soc. 1878 pag. 883 und flg.) in zwei natürliche Abtheilungen, die Plesiometacarpi und die Telemetacarpi. Von den drei oben behandelten Formen gehören Alces und Capreolus zu letzterer, Cervus elaphus zu ersterer Gruppe. Ob die oben erwähnten keineswegs unbedeutenden Unterschiede zwischen den Klauen von Alces und Capreolus einerseits, Cervus elaphus andererseits, weitere Charaktere der zwei Gruppen andeuten sollten?

schrieben wird, ist nur ein Theil der Hornschicht des Zehenballens. Dass die wirkliche Hornsohle der Aufmerksamkeit entgangen ist, erscheint übrigens um so begreiflicher als sie beim erwachsenen Rind fast nicht zu unterscheiden ist und nur noch beim Kalbe einigermaßen deutlich hervortritt. Wir wollen desshalb dieses zuerst betrachten.

Beim Kalbe bildet die Hornsohle einen ganz schmalen Streifen längs der »weißen Linie« (dem unteren Rande der inneren, blätterigen Schicht der Hornwand) und von gleicher Breite als diese, so dass der weitaus größere Theil der Unterfläche des Klauenbeines von dem Zehenballen eingenommen wird. Eben so wie beim Elen liegt die Hornsohle — wenn man die Klaue von unten betrachtet — etwas tiefer als der Zehenballen. Letzterer ist bedeutend metamorphosirt: der vordere Theil seiner Hornschicht besteht aus ganz festem Horn (erst nach hinten zu wird es elastischer). Bemerkenswerth ist ferner, dass die rudimentäre Hornsohle[1] eigentlich in ganz entgegengesetzter Richtung verändert worden ist: dieselbe ist beim Kalbe mehr elastisch als gewöhnlich und weicher als der vordere angrenzende Theil des Zehenballens. Der Hornsohle entspricht an der Lederhaut eine schmale Fläche an der Unterseite des Klauengliedes längs des Randes desselben, welche sich durch den Besitz kleiner Furchen von der übrigen, dem Zehenballen angehörigen, Lederhaut der Unterseite unterscheidet.

Beim erwachsenen Rind ist die Grenze zwischen der Hornsohle und dem Zehenballen verwischt: ersterer ist zwar noch an der frischen Klaue kenntlich, aber auch eben nur kenntlich.

Beim Schaf habe ich keine Hornsohle finden können: sie erscheint hier gänzlich vom Zehenballen — welcher, im Gegensatz zu dem des Rindes, auch in seinem vorderen Theil, wenigstens bei jungen Thieren, ziemlich weich ist — verdrängt, oder ist von demselben nicht unterscheidbar[2].

---

[1] Am besten sieht man die Hornsohle, wenn man der Unterfläche der Klaue mit einem scharfen Messer die schmutzigen abgenutzten äußersten Theile des Hornes wegnimmt. Man wird dann die Hornsohle als ein deutliches Gebräme innerhalb der weißen Linie gewahr.

[2] Es sei mir an dieser Stelle erlaubt eine Bemerkung bezüglich des Verhaltens des Nagelwalles der Hufe und Klauen einzuschalten. Es wird von Sundewall (Vetenskaps-Akademiens Handlingar 1844, pag. 149 als ein wesentliches Unterscheidungs-Merkmal dieser Gebilde von den Krallen angeführt, dass ihnen ein Nagelwall gänzlich abgehen sollte. Dieses ist jedoch unrichtig. Es findet sich ein Nagelwall bei allen von mir diesbezüglich untersuchten

Beim **Dromedar** und beim **Lama** (ich habe in Spiritus aufbewahrte Füße beider Formen untersuchen können) ist die Hornwand (der Nagel) bekanntlich nur klein, aber verhältnismäßig ziemlich lang und in der Längenrichtung gekrümmt (bei den übrigen Ungulaten ist die Hornwand in dieser Richtung entweder gar nicht oder sehr wenig gekrümmt). Die Hornsohle bildet ein schmales Gebräme zwischen dem vorderen Ende des Zehenballens und der Hornwand: sie ist jedoch, wenigstens beim Dromedar, verhältnismäßig etwas stärker als beim Elen. Die Zehenballen sind bekanntlich bei den Kamelen stärker als bei anderen Ruminantia entwickelt[1] und desshalb auch schon richtig als solche erkannt: ähnlich wie beim Schwein sind die beiden Zehenballen jedes Fußes hinten vereinigt. In den Zehenballen des Dromedars hat RICCHIARDI Schweißdrüsen gefunden[2].

Ungulaten (Pferd, Schwein, Hirsch, Rind, Schaf). Beim Pferde ist der Nagelwall diejenige Hautpartie, deren Lederhaut als Fleischsaum und deren Hornmasse als Saumband oder Hornsaum bezeichnet wird; die »linienartige Vertiefung« — der Kronenfalz —, welche dieselbe von der Fleischkrone abgrenzt, entspricht dem Grunde des Nagelfalzes des Menschen. Weit stärker als beim Pferd ist der Nagelwall bei den Wiederkäuern entwickelt. Hier erscheint derselbe — zum Studium empfehlen sich namentlich Füße, deren Klauen durch Maceration entfernt sind — als ein sehr deutlicher Hautwall, wenn auch derselbe allerdings gegen den Nagelwall des Menschen oder den Krallenwall des Hundes weit zurücksteht.

[1] Indem wir natürlich annehmen müssen, dass die Ungulaten von Säugethieren abstammen, welche mit Krallen und wohlentwickelten Zehenballen versehen waren, könnte es beim ersten Anblick aussehen, als ob die starke Entwickelung der Zehenballen der Kamele als ein primitives Verhältnis aufzufassen wäre. Eine nähere Betrachtung ergiebt jedoch Anderes. Wenn wir nämlich erinnern, dass die Schweine und die Mehrzahl der Wiederkäuer einen im Wesentlichen genau übereinstimmenden, speciell ausgebildeten Fuß und dieser Fußform entsprechend reducirte Zehenballen besitzen, so müssen wir gewiss mit der größten Wahrscheinlichkeit schließen, dass eine ähnliche Fußform und rückgebildete Zehenballen bei der gemeinsamen Stammform der Schweine und der Ruminantia vorhanden waren. Hieraus folgt aber ferner, dass die eigenthümliche Fußform der Cameliden nicht als ursprünglich gelten kann: denn jene Stammform gehört auch zu ihrer Ahnenreihe. Die starke Ausbildung der Zehenballen — mit gleichzeitiger Rückbildung der Hornwand — ist ohne Zweifel als Anpassung an eigenartige Lebensverhältnisse aufzufassen. — In derselben Weise sind wahrscheinlich die »Klumpfüße« des Hippopotamus aufzufassen; auch diese dürften von einer derjenigen des Schweines ähnlichen Fußform abzuleiten sein.

[2] HOFFMANN und SCHWALBE's Jahresbericht f. 1881 pag. 280. Die italiä-

Als das ursprünglichste der im Vorhergehenden erwähnten Gebilde ist ganz zweifellos die Kralle aufzufassen. Durch Rückbildung des Sohlenhorns und durch verringerte Krümmung der Krallenplatte namentlich in der Querrichtung erstand einerseits aus derselben der Nagel[1], während andererseits die Kralle durch Verstärkung der Krallenplatte und des Sohlenhorns, und durch verminderte Krümmung der ersteren in der Längenrichtung zu einem Gebilde umgestaltet wurde, welches dazu geeignet war in kleinerer (Rhinoceros etc.) oder größerer Pferd, Wiederkäuer Ausdehnung die Körperlast zu tragen[2], eine Funktion, welche bei den Krallenthieren den Zehen- und Sohlenballen allein zukommt.

Kopenhagen, August 1883.

Nachschrift. Nachdem ich den obigen Aufsatz der Redaktion eingesandt hatte, gelang es mir durch neues und besseres Material zu konstatiren, dass sowohl bei Cervus elaphus als bei C. dama eine ähnliche ganz schmale, rudimentäre Hornsohle wie beim Rind vorhanden ist. Da der Zehenballen sich ebenfalls ähnlich wie bei diesem verhält, besteht demnach eine sehr innige Übereinstimmung zwischen der Klaue der genannten Cervus-Arten (welche beide den plesiometacarpen Hirschen angehören) und derjenigen des Rindes.

---

nische Zeitschrift — »Società Toscana di Scienze Naturali. Adunanza del 31 Marzo 1881« —, in welcher die betreffende Abhandlung publicirt wurde, ist mir nicht zugänglich gewesen).

[1] Der Verfasser ist der Vorstellung mehrfach begegnet, dass der Unterschied zwischen dem menschlichen Nagel und der Kralle etwa darin liegen sollte, dass diese das letzte Fingerglied ringsum umgäbe, während jener nur die Rückenfläche desselben bedeckte; mit anderen Worten, dass die Kralle sich über einen größeren Theil des Fingergliedes ausgedehnt hätte. Diese Auffassung ist jedoch, wie es vielleicht nach den vorstehenden Angaben kaum besonders hervorzuheben nothwendig ist, vollkommen unrichtig. Der Nagel und die Krallenplatte bedecken genau dieselben Partien der Finger, resp. Zehen; nur ist die von letzterer bedeckte Partie größer und gewölbter als der entsprechende Theil bei den mit Nägeln ausgestatteten Formen, bei denen dann andererseits die Unterseite des letzten Fingergliedes (dem vorderen Theil des Zehenballens der Krallenthiere entsprechend) mehr entwickelt ist.

[2] Hiermit dürfte auch die Rückbildung des Nagelwalles der Ungulaten ableitbar sein (man vergleiche die starke Ausbildung desselben bei denjenigen Krallenträgern, welche ihre Krallen im ausgedehntesten Maße zum Ergreifen und Klettern etc. benutzen, z. B. Raubthiere, Faulthier, bei welchen der Krallenwall sogar öfters verknöchert).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

n Nagel, Krallenplatte, Hornwand (gelb).
s Sohlenhorn, Hornsohle (dunkelgrau).
b Hornschicht des Zehenballens, Hornstrahl (hellgrau).
w Nagelwall, Krallenwall.
p_3 letzter Phalanx.
p_2 vorletzter Phalanx.

Fig. 1. Ende eines menschlichen Fingers, von der Spitze gesehen. n in Fig. 1—9: Rand des Nagels.
Fig. 2. Ende eines Affenfingers, eben so gesehen.
Fig. 3. Ende der Zehe eines Krallenträgers, eben so. (Es liegt ein Erinaceus-Fuß der Zeichnung zu Grunde).
Fig. 4. Ende einer Rhinoceros-Zehe, Unterfläche. n' Eckstreben, n'' Winkel zwischen dem Eckstreben und dem vorderen Theil der Hornwand.
Fig. 5. Hypothetisches Zwischenglied zwischen Rhinoceros und Pferd.
Fig. 6. Pferde-Huf von unten.
Fig. 7. Klaue und Zehenballen des Schweines, eben so.
Fig. 8. - - - - Elenthieres - -
Fig. 9. - - - - Lama - -
Fig. 10. Medianschnitt durch einen menschlichen Finger. $\alpha - \beta$ vgl. pag. 392, Anm.
Fig. 11. Medianschnitt durch einen Affenfinger (Cercopithecus).
Fig. 12. - - die Zehe eines Krallenträgers.
Fig. 13. - - - - des Pferdes.

Alle Figuren sind schematisirt.

Über die Varietäten des Plexus lumbosacralis von Salamandra maculosa.

Von

Dr. M. Davidoff.

Mit Tafel XIX.

Vor einer Reihe von Jahren begann ich mich mit der vergleichenden Myologie der Hintergliedmaße der Amphibien zu beschäftigen. Angeregt zu diesem Thema wurde ich durch die bedeutungsvollen Untersuchungen Fürbringer's, die nicht nur die vergleichende Myologie auf eine neue Bahn brachten, sondern auch zahlreiche, das Gliedmaßenproblem betreffende Fragen aufwarfen. Eine der hervorragendsten Stellen unter den letzteren nahm die Frage ein, welche durch die konstatirte Wanderung der Gliedmaßen entstand, — die Frage nämlich nach den Umbildungen und Umwandlungen der zur Gliedmaße gehörigen Muskeln und Nerven. Weiterhin hatte aber die Wanderung der Extremitäten eine wichtige Stellung zur Gegenbaur'schen Theorie der Abstammung der Gliedmaßen von den Kiemenbogen eingenommen, und es lag auf der Hand, dass man namentlich bei den niederen Wirbelthieren, den Fischen, eine Lösung aller dieser Fragen zu suchen hatte. Aus diesem Grunde verließ ich damals die Amphibien und wandte mich zu den Fischen. Die Resultate dieser Arbeiten stellte ich in meinen »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Hintergliedmaße der Fische« zusammen[1]. Es hatte sich bei diesen Untersuchungen herausgestellt, dass vielleicht nirgends klarer als gerade bei den Fischen, das Verhältnis der Nerven zu der Lageveränderung der Gliedmaße hervortritt.

[1] Morph. Jahrbuch Bd. V, VI u. IX.

Durch die Auffindung des N. collector hat die Annahme, dass die Nerven der Wanderung der Gliedmaße nur nach und nach folgen, also eine konservative Rolle dabei spielen, eine festere Basis gewonnen, mithin auch die Theorie, welche bei der Wanderung der Extremitäten eine allmähliche Umwandlung und Neubildung der Muskeln und Nerven annimmt, und welche von FÜRBRINGER als imitatorische Homodynamie oder Parhomologie benannt wurde. Wenn es somit feststand, dass Spuren einer etwaigen Wanderung der Gliedmaße in den zugehörigen Nerven zu suchen seien, so bestand natürlich die nächste Aufgabe darin, Formen aufzufinden, bei welchen sich die allmähliche Umbildung der Plexus anschaulich illustriren ließe. Durch die Arbeiten von ROSENBERG[1], SOLGER[2] und FÜRBRINGER's myologische Untersuchungen[3] wurde zwar ein reichhaltiges Material zur Stütze dieser Hypothese geliefert, aber es war doch der Modus der Umbildungen der Nerven immerhin noch eine Frage geblieben. Erst durch FÜRBRINGER's Arbeit über den Plexus brachialis der Vögel[4], ist der direkte Nachweis der Umbildungen der Plexus geliefert worden. Besonders günstige Objekte waren natürlich diejenigen, welche individuelle Schwankungen in der Reihenzahl der plexusbildenden Nerven darboten und in größerer Anzahl und verschiedenen Altersstufen dem Beobachter zugänglich waren. Solche Objekte bildeten namentlich unter den Vögeln, Columba livia var. domestica, Gallus cinereus, Picus viridis, Anser cinereus etc. Aus diesen Untersuchungen ergab sich eine Anordnung des Plexus brachialis, welche sich »auf ein successives Ausscheiden und Eintreten von für die Extremität bestimmten Nervenfasern zurückführen lässt«[5]. Ein ferneres wichtiges Resultat der Untersuchung FÜRBRINGER's ist der Nachweis einer »Selbständigkeit der Variirungen der einzelnen Nerven«, dass also »nicht aus den Variirungen des ganzen Plexus die der einzelnen Nerven zu erklären sind, sondern vielmehr die letzteren sind die primären Variabeln, aus deren Summirung erst die Varia-

[1] E. ROSENBERG, Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Carpi centrale des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1875.

[2] SOLGER, Zur Anatomie der Faulthiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1875.

[3] MAX FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. u. II. Theil. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII u. VIII 1874. III. Theil Morphol. Jahrb. Bd. I.

[4] MAX FÜRBRINGER, Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morphol. Jahrb. Bd. V.

[5] l. c. pag. 376.

bilität des ganzen Plexus abzuleiten ist. Damit ist der Schwerpunkt der Variation an die Peripherie verlegt: — — die Extremität verändert unter gleichzeitigem Lagewechsel ihre Elemente und damit auch die sie versorgenden Nervenfasern[1]. Aber nicht allein in der verschiedenen Reihenzahl der plexusbildenden Nerven, oder in dem Hinzutreten oder Abfallen eines derselben, besteht das Variiren des Geflechtes, sondern auch in der verschiedenen Stärke der einzelnen Wurzeln, wodurch dann das Übergewicht bei einem Individuum mehr proximal, bei dem anderen mehr distal (resp. vorn und hinten) gelegt wird[2].

Damit aber die Lageveränderung des Plexus und die damit verbundene Umbildung desselben vor sich gehe, sind Bedingungen nothwendig, die in dem Verhalten der Endäste zu den Muskeln bestehen müssen. Wäre nämlich irgend ein Muskel einzig und allein von den Fasern eines einzigen Spinalnerven innervirt, so wäre eine metamerische Umbildung desselben schechterdings unverständlich. Es wäre unmöglich sich die Übergabe eines Muskels von einem Spinalnerven zum andern vorzustellen. Indessen liegen die Verhältnisse anders: wir sehen, dass die zu den Muskeln gelangenden Endzweige des Plexus, nur mit seltenen Ausnahmen aus den Elementen von mindestens zwei Spinalnerven zusammengesetzt sind. Ist letzteres aber nicht der Fall, so lassen sich Varietäten auffinden, bei welchen der im gegebenen Falle einfache Nerv aus den Elementen zweier Nerven zusammengesetzt ist. Aus diesem Verhalten ergiebt sich die Möglichkeit einer allmählichen Umbildung, indem die Fasern eines Nerven das Übergewicht gewinnen und so die Elemente des anderen nach und nach verdrängen.

Alle diese Verhältnisse treten beim gefleckten Salamander sehr anschaulich zu Tage, und haben gegenüber anderen Beispielen dieser Art noch den Vorzug, dass sie außerordentlich einfacher Natur sind und mit wenigen Worten aus einander gesetzt werden können.

Schon ältere Autoren machten auf die, bei den Salamandrinen vorkommenden, die Anheftung des Beckens betreffenden Varietäten aufmerksam. So führt Claus[3] eine später von Owen[4] citirte Notiz

---

[1] l. c. pag. 373.

[2] Ebenda pag. 357.

[3] Claus, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Bd. 74. I. Abth. Jahrg. 1876.

[4] R. Owen, Anatomy of vertebrates. Tom. I. 1866. pag. 49.

Cuvier's[1] an, dass bei Salamandra atra das Sacrum bald der 15., bald aber der 16. Wirbel sei. Zuweilen kommt aber auch eine asymmetrische Bildung vor, bei welcher das Ilium linkerseits am 17., rechterseits am 16. Wirbel befestigt ist. Auch Duméril und Bibron[2] geben an, dass bei Salamandra das Becken nicht immer von nur einem Wirbel getragen wird, dass es auch zuweilen mit dem 16. und 17. Wirbel in Zusammenhang stehen kann. So erwähnt ferner Hoffmann[3], dass bei den Urodelen (Cryptobranchus und Triton) »die beiden ossa ilei jederseits« zuweilen »nicht an demselben Wirbel artikuliren, sondern rechts an einem Wirbel früher oder später als links«. In neuerer Zeit hat Claus[4] mehrere interessante Varietäten beschrieben, und aus denselben die Schlussfolgerung gezogen, dass man bei den Urodelen eine nach hinten sich vollziehende Wanderung der Hintergliedmaße anzunehmen berechtigt sei. Diese Lageveränderung des Beckens führt uns durch zahlreiche Zwischenformen zu Siren lacertina, bei welchem das Becken ganz aus dem Bereiche der Wirbelsäule rückt, dem Thier nicht mehr nützlich sein kann, und in Folge dessen verschwindet. Das Nervensystem, der Plexus lumbosacralis, ist von Claus nicht berücksichtigt worden. Erst H. v. Ihering[5] hat die, das Sacrum betreffenden Varietäten im Zusammenhang mit den dazu gehörigen Nerven untersucht, und scheint darin mit Claus übereinzustimmen, dass er in manchen Fällen eine nach hinten vollzogene Wanderung des Beckens zugiebt[6]. Andererseits benutzt v. Ihering das konstante Verhalten des Plexus lumbosacralis zum Sacralwirbel, sei der letztere der 16. oder der 17. Wirbel, als einen Beweis für die von ihm aufgestellte Hypothese, dass überall da, wo die Reihenzahl, welche das Sacrum innerhalb der übrigen Wirbel einnimmt, variirt, keine, wenigstens in den meisten Fällen keine Verschiebung des Beckens anzunehmen sei, sondern eine einfache Ex- oder Intercalation eines

---

[1] Cuvier, Recherches sur les ossements fossiles. Tom V, pag. 413.

[2] Duméril et Bibron, Erpétologie générale etc. T. III. Paris 1841. pag. 93—94.

[3] Bronn's Thierklassen und Ordnungen. Bd. VI. Amphibien. Leipzig und Heidelberg. pag. 77.

[4] l. c. pag. 816.

[5] H. v. Ihering, Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere. Als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

[6] l. c. pag. 19—22.

präsacralen Wirbels[1]. Unter den Urodelen stützt v. IHERING seine Theorie namentlich auf die Befunde bei Siredon und Salamandra und geht dabei von einer Voraussetzung aus, dass der von ihm als N. furcalis[2] bezeichnete Nerv bei allen Wirbelthieren homolog sei. v. IHERING meint hiermit einen festen Punkt gewonnen zu haben, von welchem aus er dann alle Variationen an der Wirbelsäule beurtheilen könne. Es verhält sich aber, wie wir aus den Plexus lumbosacrales vom Salamander ersehen werden, nicht so. v. IHERING hat den verhängnisvollen Fehler begangen, dass er sich ausschließlich auf das centrale Verhalten des Plexus beschränkt hat und in Folge dessen die zahllosen Varietäten desselben nicht gesehen, wodurch dann wiederum der Werth der aus seinen Beobachtungen gezogenen Schlüsse beträchtlich gemindert wird.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der von mir untersuchten Plexus vom Salamander, möchte aber zuerst vorausschicken, dass dieser kleine Aufsatz eigentlich meiner Arbeit zur vergleichenden Anatomie der Beckenmuskeln der Amphibien angehört. Ich habe mich jedoch zu einer besonderen Publikation desselben desshalb entschlossen, weil das Anführen aller hier zu beschreibenden Varietäten die fortlaufende Darstellung der Beckenmuskeln der Amphibien nur in unnützer Weise ausdehnen und kompliciren würde.

So viel mir aus der Litteratur bekannt ist, haben alle bisherigen Autoren angegeben, dass der Plexus lumbosacralis der Salamandrinen aus den Elementen dreier Spinalnerven zusammengesetzt sei[3]. Unter den Urodelen soll derselbe nur bei Cryptobranchus japonicus durch vier Spinalnervenwurzeln gebildet werden[4]. DE MAN beschreibt den Plexus von Salamandra und Triton wie folgt: . . . . »il est constitué par les branches ventrales de trois — — nerfs spinaux: le plus antérieur de ces nerfs: que nous nommerons le pre-

[1] In Bezug auf die weitere Auseinandersetzung der v. IHERING'schen Theorie der Ein- und Ausschaltung von Wirbelsegmenten verweise ich auf die erwähnte Arbeit v. IHERING's, so wie auch auf den Aufsatz von FÜRBRINGER, »Zur Lehre etc.« l. c.

[2] l. c. pag. 6 und Anmerkung.

[3] Vgl. HOFFMANN, l. c. pag. 240 und die Abbildung auf Taf. XXII Fig. 7. DE MAN, Verglijkende myologische en neurologische Studien over Amphibien en Vogels. Academische Proefschrift. Leiden 1873. Dasselbe (Amphibien in französischer Sprache im Niederländischen Archiv für Zoologie Bd. II. 1874—75.)

[4] HUMPHRY, The muscles and nerves of the Cryptobranchus japonicus. Journal of Anat. and Phys. Vol. VI. 1872. pag. 51 u. flg.

mier N. furcalis, v. Ihering, est chez Triton toujours plus mince que les deux autres et son épaisseur est à peu près deux tiers de celle des autres. Ceux-ci ont une dimension presque égale. Le nerf spinal premier s'attache au second par un rameau latéral, dirigé en arriere: le second se joint au troisième, de sorte que le plexus se forme[1]. Aus dem ersten Plexusnerven gehen nach de Man zwei Endäste ab, von welchen der eine durch das Foramen obturatum tritt und der N. obturatorius ist, der andere verläuft zur dorsalen Seite des Schenkels und innervirt die Extensorengruppe — N. cruralis[2]. Aus den beiden anderen Wurzeln setzt sich der Stamm des N. ischiadicus zusammen, welcher sofort einen nach hinten gerichteten Ast abgiebt, der die von der Schwanzwirbelsäule zum Becken und Schenkel verlaufenden Muskeln[3] innervirt, so wie auch Äste an die Haut der Kloakengegend sendet. Mit dieser Darstellung de Man's stimmen Hoffmann und v. Ihering überein, und nur letzterer Forscher fügt zu dieser Beschreibung einige nicht unwichtige Thatsachen hinzu. Er giebt an, dass der N. obturatorius von dem vorderen Aste des vor dem N. furcalis (erste Wurzel, de Man) gelagerten Spinalnerven Fasern erhalte, dass die erste Ischiadicuswurzel dem N. cruralis Fasern zusende, dass ferner die letzte Plexuswurzel (N. bigeminus, v. Ihering) einen Ast nach hinten entsende, der sich zuweilen mit dem nächst hinteren Spinalnerven zu verbinden scheint[4].

Meine Beschreibung des Plexus lumbosacralis will ich so eintheilen, dass ich die Varietäten desselben zuerst in denjenigen Fällen schildere, in welchen der Sacralwirbel konstant der 16. ist. Die hier in Betracht kommenden Nerven sind fünf an Zahl, und zwar der XV.—XIX. ventrale Äste der Spinalnerven. In der Beschreibung werde ich die am Plexus theilnehmenden Wurzeln als I., II. etc. bezeichnen, wobei die zweite Wurzel dem N. furcalis v. Ihering's entspricht, oder dem ersten Plexusnerven von de Man und Hoffmann. Die beiden folgenden Wurzeln setzen den N. ischiadicus zusammen und entsprechen dem 2. und 3. Plexusnerven de Man's und Hoffmann's, wobei der 3. dem N. bigeminus v. Ihering entspricht.

Nur in seltenen Fällen nehmen alle fünf Nerven am Plexus

[1] l. c. Nied. Archiv. pag. 58 und Taf. VII Fig. 4.

[2] Humphry's »anterior crural nerve«. l. c. pag. 52.

[3] M. caudali-pubo-ischio-tibial und Caudali-femoral (auch M. ischio-caudalis). de Man l. c. pag. 67.

[4] l. c. pag. 71 Fig. 3 auf Taf. I.

Theil. Jedoch besteht der relativ normale Plexus von Salamandra nicht aus drei, sondern aus vier Spinalnerven. Dieses Verhalten ist in Fig. 1 dargestellt. Die erste Plexuswurzel entspringt zwischen dem 14. und 15. Wirbel (I), ist bedeutend schwächer als die II. Wurzel und theilt sich bald in zwei Äste, von welchen der vordere zu den Bauchmuskeln verläuft, der hintere aber in die Beckenhöhle tritt und mit dem N. obturatorius sich verbindet. Die II. Plexuswurzel geht mit allen ihren Elementen in das Geflecht ein. Sie sendet einen nach hinten gerichteten Ast zur dritten Plexuswurzel (III), einen zweiten nach vorn, aus welchem der N. obturatorius (*Ob*), der, wie wir wissen, Fasern von der ersten Wurzel empfängt, und der N. cruralis *Cr* hervorgehen. Die dritte Wurzel ist die bedeutendste und geht vollständig in den N. ischiadicus ein. Sie sendet, noch bevor sie sich mit der zweiten Wurzel verbindet, einen Ast nach hinten, der die erwähnten, von der Schwanzwirbelsäule entspringenden Muskeln innervirt und den ich als R. caudalis bezeichnen will (*Rc*). Die vierte Plexuswurzel endlich ist um Vieles dünner als die dritte und sendet einen Ast nach hinten, der sich in der Kloakengegend verliert, und einen anderen Ast nach vorn zur dritten Plexuswurzel. Hier trifft der letztere meistens mit dem Ursprungstheil des R. caudalis zusammen, an dessen Zusammensetzung er immer, sei es direkt oder indirekt (durch die Vermittelung der dritten Wurzel) Theil nimmt.

Wenn die soeben beschriebene Figur das häufigste Verhalten des Plexus, beim Vorhandensein des Sacralwirbels 16, darstellt, so ist dieselbe nichtsdestoweniger als ein Schema aufzufassen: denn an den beiden Endpartien des Plexus, vorn und hinten, kommen zahllose Varietäten vor, welche aber mehr den Charakter von Zufälligkeiten zu haben scheinen und in Folge dessen für uns von geringerer Bedeutung sind. So kann z. B. der von der I. Wurzel zum N. obturatorius verlaufende Ast sich vorher in zwei Äste spalten, die beide gesondert in den N. obturatorius eintreten (vgl. Fig. 5). Er kann ferner statt eines Zweiges, deren mehrere an die Bauchmuskeln senden u. s. f. An der vierten Wurzel bestehen die unwesentlichen Varietäten darin, dass ihr nach vorn gerichteter Ast sich mehr central resp. proximal mit der dritten Wurzel verbindet, vorher in zwei Äste zerfällt etc. Im Großen und Ganzen bleibt aber das gegenseitige Verhältnis der Plexusnerven, ihre Correlation, dieselbe. Anders verhält es sich mit der letzteren, wenn eine der Wurzeln, sei es vorn oder hinten, das Übergewicht gewinnt und

einen Theil der Aufgabe der nächst vorderen resp. hinteren Wurzel übernimmt. So kann die I. Plexuswurzel einen bedeutenderen Antheil an den Nn. obturatorius und cruralis nehmen als es gewöhnlich der Fall ist: dann entsteht schon ein ganz anderes Bild des Plexus, obwohl seine Zusammensetzung eine ganz ähnliche ist vgl. Fig. 2). Wir sehen, dass der hintere Ast der I. Plexuswurzel dicker ist als im vorhergehenden Falle (Fig. 1), dass aber in Folge dessen der nach vorn gerichtete Ast der II. Wurzel schwächer ist. Sie geht mit fast allen ihren Elementen in die III. Wurzel ein, welche demgemäß auch schwächer entwickelt ist als in Fig. 1. So ist hier schon eine Tendenz des Plexus um einen Spinalnerven weiter nach vorn zu rücken angedeutet. Dieses Verhalten kann aber noch weiter gehen, indem der hintere Ast der I. Plexuswurzel fast ausschließlich den N. obturatorius konstituirt, und der vordere Ast der II. Wurzel, nachdem er den N. cruralis abgegeben hat, nur ein ganz dünnes Fädchen zum N. obturatorius absendet. Einen noch interessanteren Fall repräsentirt Fig. 3. Hier gehören die Nn. obturatorius und cruralis gänzlich dem Gebiete der I. Plexuswurzel an, welche ihrem Volumen nach der II. und III. Wurzel fast gleich kommt. Es besteht hier eine kreuzförmige Verbindung zwischen den Wurzeln I und II, wobei der N. cruralis Fasern von der II. Wurzel erhält, nicht mehr aber der N. obturatorius. Die IV. Wurzel ist hier nur schwach entwickelt und sendet ihre nach vorn gerichteten Fasern nicht mehr wie gewöhnlich der III. Wurzel zu, sondern verbindet sich ausschließlich mit dem R. caudalis derselben. Würde man den soeben beschriebenen Fall an sich betrachten und ihn ohne Rücksichtnahme auf die vorhandenen Zwischenstufen, etwa mit Fig. 4 vergleichen, so läge die Annahme nahe, dass die Wurzel I (Fig. 3), der Wurzel II (Fig. 4) homolog sei. Es ist aber einleuchtend, dass wir bei einer solchen Annahme einen groben Fehler begehen würden, welcher einfach auf einer Unkenntnis der mannigfachen Zwischenstufen beruht; denn in Wahrheit ist die I. Plexuswurzel in Fig. 3 nichts Anderes, als dieselbe I. Wurzel in Fig. 4, die aber im letzteren Falle aus dem Bereiche des Plexus ausgeschaltet ist. Mit den bisher beschriebenen Fällen ist auch diejenige Varietätenreihe des Plexus erschöpft, deren Endziel das Rücken desselben um ein Nervenmetamer weiter nach vorn ist.

Ein ganz anderes Bild gewährt uns der Plexus, wenn seine hintere Partie resp. die IV. Wurzel das Übergewicht gewinnt vgl. Fig. 1). Dann nimmt in der Regel der hintere Ast der I. Wurzel

keinen Antheil am N. obturatorius und verbindet sich gewöhnlich mit einem nach vorn gerichteten Aste der II. Wurzel, um gemeinsam zu den Bauchmuskeln zu verlaufen (*Bm*). Die II. Wurzel, mit Ausnahme des eben erwähnten Astes, geht ganz in die Nn. cruralis und obturatorius ein, und sendet einen nur sehr feinen Zweig zur III. Wurzel. Letztere ist eben so stark wie in den vorhergehenden Fällen und sendet dem N. cruralis ein dünnes Ästchen, wodurch eine kreuzförmige Anastomose zwischen den Wurzeln II und III zu Stande kommt. Nun ist aber klar, dass wenn bei dieser Zusammensetzung des Plexus die IV. Wurzel sich eben so verhielte wie in den Fig. 1 und 2, so würde der N. ischiadicus viel zu wenig Nervenelemente erhalten, als für die Innervation der bezüglichen Muskeln erforderlich ist. Demgemäß ist hier die IV. Wurzel um Bedeutendes dicker als in den vorigen Fällen, ja sie kommt beinahe der III. Wurzel gleich. Auch übernimmt die IV. Wurzel die Innervation der caudalen Muskeln, indem der R. caudalis allein von ihr ausgeht.

Wir haben bisher diejenigen Varietäten des Plexus betrachtet, welche zu einer Lageveränderung desselben entweder nach vorn oder nach hinten führen: es bleibt aber noch ein Fall zu beschreiben, der desswegen nicht uninteressant ist, weil alle Wurzeln des Plexus einen annähernd gleichen Antheil an demselben nehmen, gleich stark sind, und in Folge dessen gleichsam einen indifferenten Zustand des Geflechtes repräsentiren. Diesen Fall bietet Fig. 5. Der Plexus ist gleichmäßig entwickelt und zeigt auch den nicht gerade seltenen Zustand, in welchem die IV. Wurzel mit der V. noch vermittels einer feinen Anastomose im Zusammenhang steht. Kleine Ästchen gehen von derselben ab, welche sich sogleich in den hier gelagerten Schwanzmuskeln aufzulösen scheinen (*Sm*).

Ich will die bisher angeführten Varietäten, welche der Plexus lumbosacralis in dem Falle bietet, in welchem der Sacralwirbel der 16. ist, nicht verlassen, ohne auf die Veränderungen, die in Bezug auf seine Zusammensetzung der R. caudalis erfährt, einzugehen. Dieser Ast spielt an der hinteren Partie des Plexus eine ähnliche Rolle wie der N. obturatorius an der vorderen. Er enthält die Elemente der III. und IV. Wurzel, die gewissermaßen in gegenseitigem Kampfe bestehen, indem einmal die III. ein ander Mal die IV. Wurzel das Übergewicht erhält. Die Aufgabe des R. caudalis ist die vom Schwanze zu Becken und Extremität verlaufenden Muskeln und die Haut der Kloakengegend, so wie auch die bei den

Männchen während der Fortpflanzungszeit stark entwickelten Kloakendrüsen zu innerviren. In dem einen Falle, Fig. 7, sehen wir, dass die Innervation der Caudalmuskeln (*Mcf*, *Mcpif* und *Mlc* dem aus der III. Wurzel herstammenden Aste überlassen ist, der ein kleines Fädchen zum Aste *Hgc* der IV. Wurzel sendet, um auch an der Innervation der Kloakendrüse Theil zu nehmen. In einem anderen Falle, Fig. 6, ist schon die Innervation des M. ischio-caudalis ebenfalls dem Kloakendrüsenaste der IV. Wurzel überlassen. Der Umstand ist aber wohl im Auge zu behalten, dass dieser Ast zum eigentlichen, von der III. Wurzel kommenden R. caudalis ein Fädchen abgiebt, so dass die übrigen Muskeln ebenfalls die Elemente des Kloakendrüsenastes enthalten. Wir sehen also, dass die Verhältnisse des R. caudalis so beschaffen sind, dass derselbe ohne Schwierigkeiten von einem oder dem anderen Spinalnerven entspringend gedacht werden kann. In manchen Fällen entspringt der R. caudalis von den vereinigten III. und IV. Wurzeln und ist eben so wie vorher aus den Elementen dieser beiden Nerven zusammengesetzt. Überwiegt nun z. B. die IV. Wurzel, was ziemlich oft der Fall ist (vgl. Fig. 4), so bleibt seine Verästelung dieselbe und seine Elemente stammen dann einzig und allein von der IV. Wurzel ab.

In den bisher betrachteten Varietäten des Plexus lumbosacralis von Salamandra sind drei Hauptmomente zu unterscheiden: 1) das Überwiegen der vorderen Wurzeln (Fig. 3), 2 das Überwiegen der hinteren (Fig. 4) und 3 das annähernd gleiche, indifferente Verhalten der plexusbildenden Nerven (Fig. 5). Aus den angeführten Beispielen ist ferner ersichtlich, dass eine Correlation zwischen den vorderen und hinteren Plexuswurzeln besteht, welche passend den beiden Armen einer Wage verglichen werden kann. — senkt sich der eine derselben, so steigt der andere entsprechend in die Höhe. Dieses Princip ist bis ins kleinste durchgeführt, so dass man in den meisten Fällen nur die eine Hälfte des Plexus zu kennen braucht, um mit fast vollkommener Sicherheit auf die Beschaffenheit der anderen schließen zu können. An allen diesen Varietäten nimmt, wie wir sahen, der Sacralwirbel, der in allen diesen Fällen konstant der 16. Wirbel ist, keinen Antheil, wir sind daher berechtigt zu sagen, dass die Veränderungen und Umbildungen der Plexus zunächst unabhängig von der Lage des Sacrums vor sich gehen, was schon daraus verständlich ist, dass die Wirbelsäule ein mehr central gelagertes Organ ist, als die periphere Partie des Plexus. — Es ist sehr befremdend, dass v. Ihering alle diese Varietäten außer Acht gelassen

hat, um so mehr, als er die von der I. Wurzel zum N. obturatorius verlaufenden Fasern gesehen hat. Durch diese Anastomose wird es verständlich, dass der N. obturatorius der ersten Plexuswurzel zufallen kann und damit wären die Befunde vom Salamander in Zusammenhang gebracht mit denjenigen von Cryptobranchus japonicus, bei welchem nach Humphry der N. obturatorius allein durch die erste Plexuswurzel gebildet wird. Es braucht sich also Humphry nicht geirrt zu haben, oder ungenau gewesen zu sein, wie es v. Ihering meint. Vielmehr ist letzterer im Irrthum, wenn er glaubt, dass bei Cryptobranchus »der N. obturatorius sicher wie bei allen übrigen Amphibien und Reptilien auch Fasern aus dem N. furcalis (II. Plexuswurzel erhalten wird«[1]. Im Vorhergehenden haben wir aber konstatirt, dass diese Annahme v. Ihering's durchaus keine Regel ist.

Ich bin absichtlich bis jetzt noch nicht auf diejenigen Varietäten des Plexus eingegangen, welche bei der Verlagerung des Sacralwirbels stattfinden. Das Verständnis derselben, nach den bereits betrachteten Varietäten, bietet gar keine Schwierigkeiten mehr: denn sie alle sind in den bereits vorgeführten Veränderungen der Plexuswurzeln enthalten. Die Verlagerung der ganzen Gliedmaße um einen Wirbel bleibt selbstverständlich nicht ohne Einfluss auf den Plexus. Findet dieselbe nach vorn statt, so gewinnt demgemäß die vordere Partie des Plexus das Übergewicht. In Fig. 8 entspringt die I. Wurzel nicht wie in den früheren Fällen vor dem ersten präsacralen Wirbel, sondern vor dem sacralen. Sie ist fast eben so stark wie die beiden folgenden Wurzeln und geht ganz in die Nn. obturatorius und cruralis ein. Wie in Fig. 3 besteht eine kreuzförmige Anastomose zwischen der I. und II. Wurzel, wobei der N. cruralis Fasern von der letzteren erhält. Vergleicht man die Fig. 8, 3 und 4, so kann man nicht im Zweifel sein, dass die I. Wurzel hier diejenige Rolle übernommen hat, welche sonst der II. Wurzel zukommt. Die beiden folgenden Plexuswurzeln setzen den N. ischiadicus zusammen, wobei der R. caudalis von der III. Wurzel ausgeht. Die vierte Wurzel nimmt aber hier keinen Antheil mehr am Plexus, welcher also auf drei Spinalnerven beschränkt ist. Es kann aber, wie ich es in einem Falle beobachtet habe, der vor der I. Plexuswurzel gelagerte Spinalnerv mit der I. Plexuswurzel anastomosiren — dem N. obturatorius ein feines Fädchen zusenden. Dann gewinnt der Plexus

[1] l. c. pag. 67.

ganz das Ansehen wie in Fig. 1. Würde man nicht die Zwischenstufen kennen, so könnte man allerdings glauben, dass man es in beiden Fällen ganz mit denselben Nerven zu thun habe. Wie oberflächlich aber eine solche Betrachtungsweise wäre, ergiebt sich ganz von selbst. Dadurch aber, dass der vor der ersten Plexuswurzel gelagerte Nerv in Beziehungen zum Plexus tritt, sind wiederum Bedingungen zu einer weiter nach vorn schreitenden Umbildung des Plexus gegeben.

Eine entsprechende Veränderung des Plexus, aber in entgegengesetzter Richtung, findet statt, wenn das Sacrum um einen Wirbel nach hinten rückt. Wir treffen dann entweder eine Verstärkung der beiden hinteren Plexuswurzeln mit vorhandener Anastomose der I. Wurzel mit dem N. obturatorius, oder, was viel häufiger der Fall ist, eine Umbildung, bei welcher diese Anastomose fehlt. Fig. 9 führt uns einen ähnlichen Fall vor. Die II. Plexuswurzel geht vollständig in die Nn. cruralis und obturatorius ein und sendet hier keinen Verbindungszweig zur III. Wurzel, welche aber ein sehr dünnes Ästchen zu dem N. cruralis schickt. Die III. und IV. Wurzel sind dem Volumen nach gleich. Die letztere entsendet den R. caudalis, mit welchem sich ein feiner Zweig der V. Wurzel verbindet. Interessant ist es, dass in den beiden zuletzt betrachteten Fällen, d. h. wenn das Sacrum entweder der 15. oder der 17. Wirbel ist, eine nächst vordere oder hintere, sonst am Plexus nicht theilnehmende Wurzel in Mitleidenschaft gezogen wird. Weniger befremdend ist dieses bei der V. Wurzel, welche oft mit der IV. in Zusammenhang steht. Eine Verbindung der I. Plexuswurzel mit dem nächst vorderen Spinalnerven habe ich, trotzdem ich gegen 60 Exemplare[1] untersucht habe, nur dann gesehen, als der Sacralwirbel der 15. war.

Zu diesen Beschreibungen füge ich noch hinzu, dass diejenigen Fälle, in denen das Sacrum sich auf zwei Wirbel erstreckt, sei es auf eine symmetrische oder asymmetrische Weise, von einem sehr geringen Einflusse auf die Plexus sind, welche letzteren sich immer streng symmetrisch verhalten.

Wenn die Ergebnisse dieser kleinen Untersuchung nichts wesentlich Neues zum bereits Bekannten hinzufügen, so liefert dieselbe mindestens eine anschauliche Illustrirung der hier auf eine so ein-

[1] Bei 53 Exemplaren war der Sacralwirbel der XVI., bei 3 Expl. der XVII., bei 2 der XV., bei 2 der XVI. und XVII. einmal symmetrisch, das andere Mal asymmetrisch.

fache Weise vor sich gehenden Umbildungen der Nervengeflechte. Zugleich hat sich aber die Angabe v. Ihering's, dass der Plexus der Salamandrinen bei der Verlagerung des Sacralwirbels keinerlei Variationen erleide, als eine irrthümliche herausgestellt. Der von v. Ihering in der Reihe der Wirbelthiere für homolog gehaltene N. furcalis ist nicht einmal beim Salamander in allen Fällen identisch, und damit verliert die, auch sonst an überzeugenden Thatsachen wenig reiche Theorie der Ex- und Intercalation eine wesentliche Stütze. Aus den hier dargelegten Varietäten folgt, dass der Plexus zunächst ganz unabhängig von der Lagerung des Sacralwirbels sich verändert, dass auch dann, wenn der Sacralwirbel konstant der 16. ist, fast alle bei der Verlagerung des Sacrums sei es nach vorn oder nach hinten vorkommenden Plexusvarietäten vorhanden sind, und nur das Rücken des Sacrums nach einer gegebenen Richtung den definitiven Ausschlag für das Überwiegen der einen oder der anderen Seite des Plexus giebt. Wir sehen, dass hier ein Vorgang sich abspielt, dessen Analogon wir bereits früher bei den Fischen gefunden haben. Auch hier werden die am Plexus weniger Theil nehmenden Nerven schmächtiger, rudimentärer und die ehemalige Beziehung zum Plexus erhält sich in Gestalt feiner, sporadisch auftretender Anastomosen, wie z. B. die Verbindung zwischen der IV. und V. Wurzel. Dadurch aber, dass dieser Vorgang sich hier innerhalb einer und derselben Art vollzieht, ist derselbe bedeutend übersichtlicher und für die Theorie der Umbildung, die imitatorische Homodynamie Fürbringer's beweisender.

Leider kann ich hier noch nicht auf die Frage eingehen, in welcher Richtung das Becken von Salamandra sich hinbewegt. Für die Lösung dieser Frage ist die Hinzuziehung anderer Urodelen, womit dann die phylogenetische Methode verbunden ist, nöthig. Daher muss ich die Erörterung dieses Gegenstandes verschieben, und werde denselben erst in meiner Arbeit über die Beckenmuskeln der Amphibien abhandeln.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

Alle Figuren stellen halbschematisch die Varietäten des linksseitigen Plexus lumbosacralis von Salamandra maculosa vor, und zwar 1mal vergrößert.

Die Buchstaben und Zahlen bedeuten in allen Figuren Folgendes:

14—18 Reihenzahlen der Wirbel.
S Sacralwirbel.
I—V Plexuswurzeln.
Bm Äste zu den Bauchmuskeln.
Ob N. obturatorius (N. furcalis v. IHERING).
Cr N. cruralis.
Is N. ischiadicus.
Rc R. caudalis.
Mcf Ast zum M. caudali-femoralis.
Mcpif Ast zum M. caudali-pubo-ischio-femoralis.
MIc Ast zum M. ischio-caudalis.
Hgc Ast zur Haut und Kloakendrüse.
Sm Äste zu den lateralen Schwanzmuskeln.

Fig 1

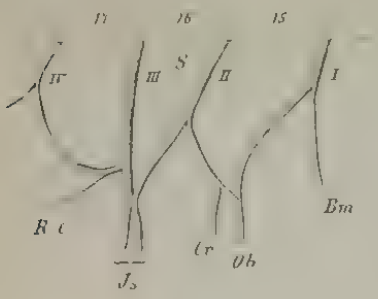


Fig. 2

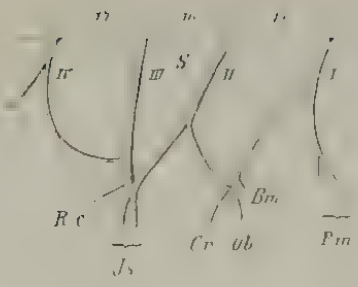


Fig 3

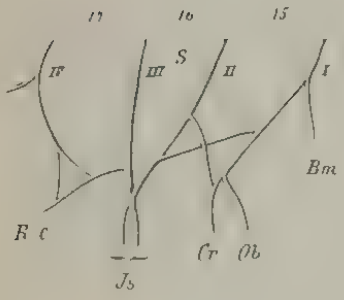


Fig 4

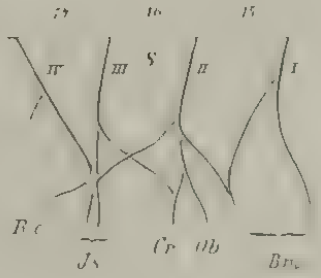


Fig 5.

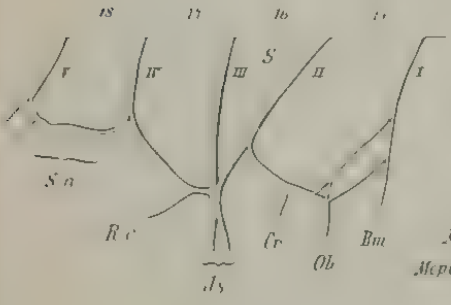


Fig 6.

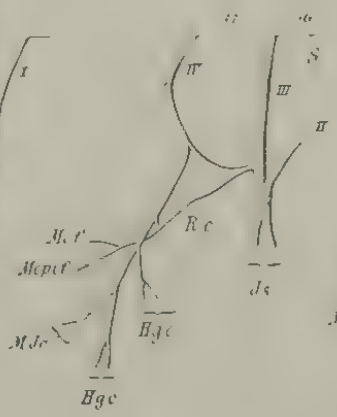


Fig 7

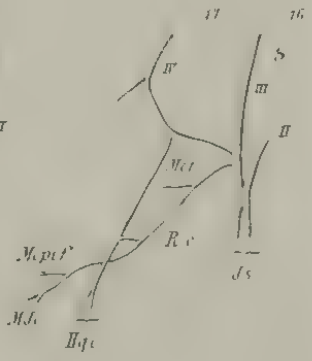


Fig 8.

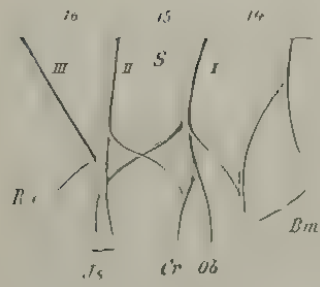
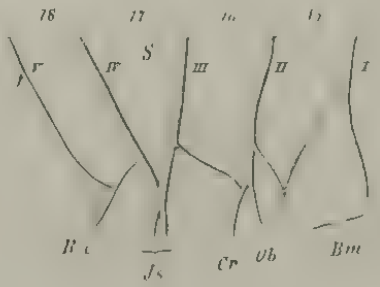


Fig 9.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith Anst v J.G.Bach, Leipzig

Bemerkungen zur Gastraeatheorie.

Von

O. Bütschli.

Mit Tafel XX.

In dem Kreis der entwicklungsgeschichtlichen und phylogenetischen Spekulationen über die Metazoen bildete bis jetzt eine Hauptschwierigkeit: die Erklärung der wahrscheinlichen Entstehung der primitiven zweiblättrigen Form. Damit schwankte natürlich auch die Vorstellung, welche man sich von der allgemeinen Morphologie dieser ersten zweiblättrigen Metazoenform machen durfte.

Die gewöhnlichste Ansicht, welche bekanntlich zuerst Haeckel in eingehender Weise zu begründen versuchte, hält für diese Urform die sogenannte Gastrula oder, ins Phylogenetische übersetzt, die Gastraea. Dieser Anschauung konform ist auch die Vorstellung über die phylogenetische Entstehung dieser Gastraea, sie ging eben, wie dies ja ontogenetisch so häufig beobachtet wird, durch Invagination einer einschichtigen Blastula oder Blastosphaera hervor. Die in der Ontogenie zahlreicher Metazoen hervortretenden Abweichungen von diesem primitivsten Entwicklungsgang der Gastrula finden dann ihre Erklärung durch die Annahme sekundärer Abweichungen, Veränderungen des ursprünglichen Entwicklungsganges.

Gegenüber dieser Anschauung vertheidigten hauptsächlich Ray Lankester[1] und Metschnikoff[2] abweichende Ideen, welche trotz gewisser Verschiedenheiten darin übereinstimmen, dass sie die Ur-

[1] E. R. Lankester, Notes on embryology and classification. Quart. journ. micr. science N. S. vol. XVII.

[2] E. Metschnikoff, Spongiologische Studien. Zeitschr. f. w. Zoologie Bd. XXXII, ferner Vergleich. embryol. Studien. ibid. Bd. XXXVI u. XXXVII.

sprünglichkeit der Entstehung einer zweiblättrigen Form durch Invagination bestritten und damit überhaupt der sogenannten Invaginationsgastrula ihre Bedeutung als Urform zu entziehen suchten. An Stelle dieser letzteren zweiblättrigen Form suchten sie eine in der Ontogenie gleichfalls zuweilen auftretende zu setzen, nämlich die eines Urmundes entbehrende sogenannte Planulaform. Ray Lankester glaubte diejenige Form der Planula als die ursprünglichste betrachten zu dürfen, welche von Anfang mit einem centralen Hohlraum ausgerüstet ist, wogegen sich Metschnikoff dafür aussprach, dass diejenigen Planulaformen die primitivsten seien, welche ursprünglich, d. h. nach eingetretener Zweiblättrigkeit, solid sind und erst später durch Auseinanderweichen der centralen Entodermzellenmasse einen Darmhohlraum erhalten. Der Unterschied in den Ansichten beider Forscher wird hauptsächlich durch Differenzen in ihren spekulativen Betrachtungen über die Ernährungsvorgänge, welche zur Entstehung einer besonderen ernährenden Entodermzellschicht führten, bedingt. Doch werden wir hierauf erst später etwas genauer einzugehen haben.

Gegenüber diesen sich widerstreitenden Ansichten und bei der geringen Aussicht, welche uns heut zu Tage geboten ist, mit unseren Spekulationen etwas wirklich Aufklärendes zu erreichen, dürfte es sich vielleicht eher empfehlen, eine dritte, einigermaßen zwischen den oben kurz berührten vermittelnde Ansicht zu unterdrücken. Wenn ich es dennoch wage, dieselbe hier kurz zu entwickeln, so berufe ich mich darauf, dass sie sich mir bei Gelegenheit anderer Studien sehr ungesucht dargeboten hat und sie, nachdem ich ihr längere Zeit nachgehangen hatte, gewissermaßen eine Art Bestätigung erfuhr durch einen Befund, der von ganz anderer Seite kam.

Wenn es sich darum handelt, in spekulativer Weise den Gang eines phylogenetischen Processes zu ermitteln, so scheint mir im Allgemeinen zunächst eine Abwägung der Ursprünglichkeit der ontogenetischen Processe sehr schwierig und von geringer Aussicht auf Erfolg. Viel gewichtiger dagegen erscheint mir der Umstand, dass sich für gewisse Stadien des angenommenen phylogenetischen Entwicklungsganges jetzt oder früher Vertreter fanden, welche die Existenzmöglichkeit dieser Stadien erweisen. Endlich erscheint mir sehr bedeutungsvoll, dass die Veränderungen der angenommenen Formen leicht verständliche, und allmählich, nicht sprungweis, geschehende, so wie wirklich vortheilhafte seien. Speciell in letzterer

Hinsicht glaube ich, dass die gleich zu entwickelnde neue Ansicht einige Vortheile vor den seitherigen besitzt.

Den Ausgangspunkt für meine Betrachtungen bildeten die Kolonien der Flagellaten, denn wie schon häufig von mir und Anderen betont wurde, müssen wir sonder Zweifel die Ableitung der Metazoen an derartige Formen anknüpfen. Ich glaube, dass es hierbei weiterhin von ziemlich geringer Bedeutung erscheint, ob die betreffenden Flagellaten, welche wir zum Vergleich herbeiziehen, eine mehr thierische oder mehr pflanzliche Ernährungsweise besitzen, da die Physiologie der Ernährung ohne Rücksicht auf die Morphologie in der Abtheilung der Flagellaten vielfach wechselt. Nun finden wir zwar unter den Flagellatenkolonien nicht wenige, welche nach ihrem Bau einer sogenannten Blastulaform entsprechen, so unter den Volvocineen die Gattungen Volvox und Eudorina, weiterhin namentlich die Gattung Uroglena und annäherungsweise noch einige andere.

Doch scheint mir die Schwierigkeit der Ableitung einer zweiblättrigen Form aus derartigen Kolonien sehr erheblich und zwar sowohl nach der einen wie der anderen der früher erwähnten Hypothesen. Die Annahme der Invagination eines solchen Blastulastadiums setzt die Differenzirung einer Hälfte oder doch eines Abschnittes der Zellenkugel voraus. Die eine Hälfte wurde nutritorisch und daher zum Entoderm, die andere dagegen blieb wesentlich lokomotorisch. Schon diese Differenzirung wird sich nur schwierig mit der vorausgesetzten kugeligen Bildung in Harmonie setzen lassen. Eine solche Zellenblase wird in Zusammenhang mit ihrer allseitig gleichmäßig rotirenden Bewegung wenig Aussicht zum Eintritt einer Differenzirung in zwei verschiedene Kugelhälften darbieten. Sollte sich eine Differenzirung zweier Zellarten ausbilden, so würde es für einen derartigen Organismus gewiss viel vortheilhafter sein, wenn sich die verschiedenen Zellarten gleichmäßig durch einander über die Kugeloberfläche vertheilten.

Hierzu gesellt sich dann weiter noch, wie dies ja von Metschnikoff und Anderen schon hervorgehoben wurde, dass die Vortheile einer beginnenden Invagination der einen Kugelhälfte in die andere nicht wohl einzusehen sind und diesem stimme auch ich ganz bei.

Vielleicht würden wir demnach besser die zweischichtige Form durch einen sogenannten Delaminationsprocess aus dem besprochenen Blastulazustand entstehen lassen, also in der Weise, welche Metschnikoff und Lankester für die ursprünglichere halten. Doch scheint auch diese Anschauung sehr bedenkliche Schwierigkeiten aufzuwei-

sen. Ganz unplausibel scheint die s. Z. von LANKESTER entwickelte Vermuthung, dass die inneren Enden der Zellen der einschichtigen Blastula vorwiegend mit der Verarbeitung der Nahrung betraut würden und sich schließlich sogar als selbständige Entodermzellen abspalteten. Hierin einen Vortheil für die Gesammtheit zu erkennen ist schwierig. Die abgespaltene Entodermzelle ist ihrer besseren Hälfte, möchte man sagen, d. h. der ihr Nahrung zuführenden Ektodermpartie beraubt, ja man dürfte eigentlich mit Recht sagen, außer Thätigkeit gesetzt. Dafür tritt jedoch jetzt nach LANKESTER's Auffassung eine weitere Umbildung ein, d. h. die Nahrungsaufnahme koncentrirt sich nun auf eine Stelle der Kugeloberfläche und die Nahrung dringt hier, vorerst noch ohne Existenz einer Mundöffnung, in die Darmhöhle nach innen durch. Zunächst wäre diese Lokalisation der Nahrungsaufnahme gewiss ein Nachtheil und kein Vortheil und dann soll diese tiefe Umbildung des gesammten Vorgangs der Nahrungsaufnahme ohne einen ersichtlichen Grund und dazu noch ganz plötzlich geschehen.

Ich glaube daher, dass wir die LANKESTER'sche Vermuthung über die Entstehung der doppelschichtigen Embryonalform nicht als zutreffend erachten dürfen. Auch die METSCHNIKOFF'sche Vorstellung scheint mir an inneren Unwahrscheinlichkeiten zu leiden, die in mancher Hinsicht denen entsprechen, welche auch gegen die LANKESTER'sche Hypothese hervorgehoben wurden. METSCHNIKOFF stellt sich vor, dass aus dem Verbande der einschichtigen Zellwand einer blastulaartigen Urform einzelne Zellen in das Innere der Blase wanderten und zwar speciell solche Zellen, welche besonders reichlich Nahrung aufgenommen hatten. Diese anfänglich mehr gelegentliche Binnenwanderung der Zellen gab schließlich zu einer konstanten Ansammlung, einer centralen Zellmasse Veranlassung, d. h. zur Bildung eines Entoderms, welches ursprünglich weder eine centrale Urdarmhöhle umschloss, noch durch eine Mundöffnung zugänglich war. Da jedoch die Bildung eines Entoderms undenkbar ist, ohne dass damit wirkliche Vortheile für die Ernährung auftreten, mit welcher ja die Differenzirung dieses Keimblattes kausal verknüpft erscheint, so fragt es sich: lassen sich denn wirklich Vortheile für den Ernährungsvorgang nachweisen, welche die Einwanderung der Entodermzellen plausibel machten. Mir scheint aber, dass die Einwanderung der besonders mit der Nahrungsaufnahme betrauten Entodermzellen nicht als Vortheil betrachtet werden kann. Ohne die gleichzeitige und wie in der LANKESTER'schen Hypothese unverständ-

liche und nicht motivirte Bildung einer Mundöffnung würde die Einwanderung der Entodermzellen meiner Auffassung nach nur unvortheilhaft gewesen sein, weil sie sich ja, so zu sagen, selbst einen Riegel vorgeschoben hätten.

Diese und verwandte Betrachtungen, namentlich aber das Bestreben eine plausible Verknüpfung zwischen der Invagination und Delamination herzustellen, führten mich zu der Vorstellung, dass eben wahrscheinlich nicht die kuglige Blastula die Ausgangsform der ersten zweischichtigen Zustände gewesen sei und ich glaube, dass sich sowohl ontogenetisch wie unter den entwickelten Organismen Zustände darbieten, welche befriedigendere Ausgangspunkte für das zweischichtige Stadium darstellen als die Blastula.

Unter den Flagellatenkolonien giebt es eine Volvocineengattung, welche nach dem Typus der einschichtigen Zellplatte gebaut ist: Gonium, und eine sehr nahe Verwandte, welche in Gestalt eines einschichtigen Ringes auftritt. Nachdem in mir einmal der Gedanke aufgetaucht war, dass die Zweiblättrigkeit schon im Zustande einer solchen Zellplatte eingetreten sein könnte, schien mir diese Auffassung die meisten Vortheile für eine befriedigende Vorstellung über die Phylogenese der Gastrulabildung zu bieten.

Demgemäß scheint es mir annehmbar, dass der zweischichtige Zustand zunächst bei einer Protozoenkolonie eintrat, deren Zellen in einer Ebene zur Bildung einer einschichtigen Tafel neben einander gereiht waren. Indem sämmtliche Zellen sich parallel der Tafelfläche theilten entstand zunächst eine zweischichtige Platte, deren beide Zellschichten vielleicht noch keinerlei Differenzirung zeigten. Wir wollen der leichteren Verständigung wegen, und weil dies seither ähnlich gehalten wurde, diesem Stadium der zweischichtigen Platte den Namen Plakula beilegen.

Immerhin ist es auch leicht vorstellbar, dass die beiden Seiten einer einschichtigen Platte verschiedene Thätigkeiten ausbildeten, dass sich die eine hauptsächlich der Lokomotion, die andere der Ernährung anpasste und dass schließlich bei dem Übergang in den doppelschichtigen Zustand diese beiden Funktionen sich auf die beiden Zelllagen lokalisirten[1].

[1] Manche aus dem Bau der Flagellaten und ihrer Kolonien zu entnehmende Gründe machen mir die ersterwähnte Ansicht wahrscheinlicher. Leider bin ich jedoch außer Stande plausible Vortheile für das Eintreten der Zweischichtigkeit der Platte aufzuführen, doch kann dieselbe wohl einfach durch besondere

Wir nehmen also eine solche zweischichtige Tafel zum Ausgangspunkt und wollen zunächst sehen, wie sich daraus eine gastrulaartige Form entwickeln konnte. Wie sofort verständlich einfach durch Einkrümmung einer derartigen Plakula nach der Entodermseite und schließliche Zusammenkuglung bis zur Bildung eines Blastoporus. Welche Vortheile aber, fragt es sich natürlich, wird eine solche Einkrümmung der Platte haben? Hierauf lässt sich wohl Verschiedenes anführen. Die zunächst nur schwache Einkrümmung der Platte und speciell ihrer Entodermlage wird es ermöglichen, dass größere Nahrungskörper gleichzeitig von einer Anzahl benachbarter Zellen in Angriff genommen werden und gleichzeitig wird die Höhlung der Unterseite wie eine Art Fangapparat wirken, in welchem Beute eingefangen und festgehalten werden kann, wenn sich die gekrümmte Platte über die auf einer Unterlage ruhende Beute senkt. Beide Vortheile werden sich mehr und mehr verschärfen, je mehr die Krümmung sich geltend macht und der Nachtheil, welcher darin liegt, dass die Invaginationsöffnung sich allmählich wieder verkleinert, wird wohl dadurch aufgewogen, dass die Sicherung der einmal aufgenommenen Beute damit sehr wächst.

Es fragt sich jedoch nun, ob ein Entwicklungsgang, wie wir ihn hypothetisch konstruirten, in der Ontogenie irgend wo vertreten ist und dies ist nun auch wirklich der Fall. Am meisten tritt derselbe bei gewissen Nematoden, so Cucullanus nach Bütschli[1] und in der Hauptsache entsprechend auch bei Rhabdonema nach Götte[2] auf. In diesen Fällen ist eben das Resultat des Furchungsprocesses eine zweischichtige Zellplatte, eine aus Ekto- und Entoderm bestehende echte Plakula, welche sich später in geschilderter Weise einkrümmt und in das Gastrulastadium überführt. Anklänge an denselben Entwicklungsgang sehen wir noch häufig, wenn auch die Plattenform meist nicht so rein hervortritt, indem sich zwischen den beiden Schichten eine geringe Ansammlung von Flüssigkeit vorfindet, d. h. eine Furchungshöhle ausgebildet wurde, welche in den ersterwähnten Fällen vollständig fehlte. Ich führe hier einige Beispiele an, die ein solch plattenförmiges Stadium deutlich zeigen, so Lumbricus nach Kowalevsky, Paludina, Chiton nach den Untersuchungen Kowalevsky's, ferner auch Sagitta, bei der überhaupt die Furchungs-

Wachsthumsverhältnisse eingetreten sein, wenigstens ist nicht ersichtlich, dass mit dem Eintreten der Zweischichtigkeit ein Nachtheil verknüpft sein konnte.

[1] Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXVI. pag. 103.

[2] Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Leipzig 1882.

höhle sehr wenig ausgebildet ist, schließlich noch Phoronis und Ascidia mentula nach METSCHNIKOFF. Natürlich lassen wir hier alle diejenigen Fälle außer Betracht, wo durch reichliche Nahrungsdotterentwicklung die ursprünglichen Verhältnisse getrübt erscheinen müssen.

Unsere Auffassung erfordert daher, dass wir die sogenannten Blastulastadien als nicht palingenetische Entwicklungsformen betrachten, entgegengesetzt der seither gewöhnlichen Anschauung. Wir begegnen uns hierin z. Th. mit LANKESTER und METSCHNIKOFF, welche Beide die sogenannte Invaginationsblastula, d. h. diejenige, welche durch Invagination zur zweiblättrigen Gastrula wird, als eine coenogenetische Form beurtheilen.

Meine Auffassung zieht jedoch ebenso die sogenannte Delaminationsgastrula in die Reihe der coenogenetischen Formen und diese Konsequenz dürfte im Allgemeinen nichts Widerstrebendes haben, wenn auch die bedeutsamen Unterschiede der beiderlei Blastosphaeren von meiner Ansicht eben so betont werden, wie von denjenigen der beiden anderen Forscher.

Die Entstehung der sogenannten Invaginationsgastrula aus der zweischichtigen Plakula, die wir als primären Zustand angenommen haben, ist nicht schwierig zu verstehen. Sie geschah einfach durch Ansammlung von Flüssigkeit zwischen den beiden Zelllagen, wodurch dieselben schließlich mehr und mehr von einander abgehoben und endlich bis zur Kugelgestalt aufgetrieben wurden, so dass die eine Hälfte der Kugelwand von dem Ektoderm, die andere von dem Entoderm gebildet wurde. Ein Recht, die Bildung der Invaginationsgastrula in dieser Weise aufzufassen, lässt sich darauf basiren, dass sich alle möglichen Übergangsgrade zwischen der einfachen zweischichtigen Platte und der mehr oder minder ansehnlichen kugligen Auftreibung derselben durch Entwicklung einer Furchungshöhle in der Ontogenie verschiedener Metazoen finden.

Jedenfalls ist es zunächst eben so erlaubt und berechtigt die Ableitung der Invaginationsblastula in der hier angedeuteten Weise aus der zweischichtigen Platte zu versuchen, wie umgekehrt den bis jetzt gewöhnlich durchgeführten entgegengesetzten Weg einzuschlagen und die Platte als ein coenogenetisches Umbildungsprodukt einer ursprünglichen Blastula zu betrachten. Unserer Anschauung gemäß müssen wir uns jedoch an dieser Stelle wieder die Frage vorlegen, konnte die Umbildung der sogenannten Plakula zur Blastulaform dem sich entwickelnden Embryo gewisse Vortheile gewähren, welche

den Eintritt eines derartigen coenogenetischen Processes wahrscheinlich zu machen im Stande sind. Hierauf vermag ich nur Weniges zu erwiedern und desshalb scheint mir gerade hier ein schwacher Punkt der Hypothese zu liegen. Einmal lässt sich hervorheben, dass die Ausbildung der Kugelgestalt eine erhöhte Beweglichkeit der Anfangsstadien der Entwicklung hervorgerufen habe, unter der Voraussetzung natürlich, dass ein sehr frühzeitiger Austritt des Embryo aus den Eihüllen Regel gewesen sei, was im Hinblick auf die Entwicklungsprocesse der jetzt lebenden einfachsten Metazoen nicht allzu unwahrscheinlich sein dürfte. Andererseits ließe sich auch ein Vortheil darin erkennen, dass eine blastulaartige Umbildung der Platte eine eventuell geschehende Ernährung des Embryo durch von außen zugeführte flüssige Nahrung sehr begünstige, indem durch die Aufblähung zur Kugel die aufnehmende Fläche vergrößert würde. Auf das Stattfinden derartiger Processe dürfte jedoch vielleicht gerade die Ansammlung von Flüssigkeit hinweisen, die so häufig zur Bildung einer Furchungshöhle hinführt, und welche doch jedenfalls auf ein Aufsaugen der Zellen von außen hindeutet.

Noch einen Punkt möchte ich hier betonen, den nämlich, dass die Entstehungsgeschichte der Blastula, welche wir bei gewissen Volvocineen dauernd erhalten sehen, durchaus nicht diejenige ist, welche wir bei der sogenannten Invaginationsblastula wahrnehmen. Die Blastula der Volvocineen entsteht nämlich nicht durch centrales Auseinanderweichen der Zellen eines Zellhaufens, sondern durch allmähliche Einkrümmung einer einschichtigen Zellplatte, wobei also die erst allmählich zum Abschluss gelangende Blastulahöhle bis zum letzten Augenblick der Einkrümmung durch eine Art Blastoporus geöffnet bleibt.

Ich wende mich nun noch mit einigen Worten zur Delaminationsgastrula, die, wie schon dargelegt wurde, unserer Hypothese zufolge gleichfalls keine ursprüngliche Form sein dürfte. Wie verständlich, ist der ursprüngliche Process, der die Doppelschichtigkeit unserer Plakula bewirkt, ein Delaminationsvorgang und wir haben daher jedenfalls die delaminative Entstehung des Entoderms als die ursprüngliche zu betrachten und können dies um so mehr als das invaginirte Entoderm der Invaginationsgastrula ursprünglich ja auch durch eine Theilung (Delamination) von den Ektodermzellen sich sonderte. Ob diese Trennung der Ekto- und Entodermelemente früher oder später erfolgt, erscheint ziemlich gleichgültig, wie auch schon R. Lankester ausreichend betonte, da sich ja leicht ver-

stehen lässt, wie eine Sonderung der beiderlei Elemente stets früher und früher eintrat, bis schließlich schon die erste Furchung die Ekto- und Entodermelemente dauernd schied, wie wir dies in dem interessanten Beispiel der Rhabdonema nach Götte wirklich durchgeführt sehen. Während sich auf diese Weise eine Beschleunigung der Trennung der beiderlei Elemente als günstig erwies, erscheint es wohl denkbar, dass auch unter gewissen Verhältnissen eine Verlangsamung eintreten konnte und eine solche dürfte uns die Erscheinung der Delaminationsgastrula ausreichend erklären. In diesem Falle trat nämlich, ähnlich wie wir dies heut zu Tage noch bei der Volvoxblastula sehen[1], eine Zusammenkrümmung der noch einschichtigen Zellplatte vor der Bildung des Entoderms ein und erst nachträglich erfolgte dann die Bildung des Entoderms in der geschlossenen Blastula. Die Vortheile einer solchen vorgreifenden Kugelbildung dürften die nämlichen sein, welche schon oben für die Ausbildung der Invaginationsblastula geltend gemacht wurden. Sollte sich jedoch diese Auffassung der Delaminationsgastrula als richtig erweisen, so müsste sich in ihrer Entstehungsgeschichte ein wesentlicher Unterschied von der Invaginationsblastula zeigen oder doch zeigen können, da es auch denkbar ist, dass dieser Unterschied durch sekundäre Abänderungen verwischt werden kann. Während die Invaginationsblastula durch Abhebung, resp. Auseinanderweichen der Furchungszellen sich bildet (Taf. XX Fig. 2 *a*, 3 *a*—3 *b*), müsste dagegen die Delaminationsblastula durch einen ähnlichen Einkrümmungsprocess entstehen, wie er zur Bildung der Blastula von Volvox führt (Taf. XX Fig. 1 *a*—*d*). Die mir vorliegenden Materialien über die Bildungsgeschichte der Delaminationsblastula geben keinen sicheren Anhalt zur Beurtheilung dieser Frage, sprechen jedoch auch nicht gegen unsere Auffassung. Aus der Darstellung, welche Fol[2] von der Entstehung der Delaminationsgastrula der Geryoniden entwirft, dürfte sich vielleicht ein Anhalt für unsere Auffassung finden, wenigstens bildet Fol in Fig. 5 ein 16zelliges Stadium ab, das mit dem entsprechenden von Volvox große Übereinstimmung besitzt. Obgleich

[1] Über die Entwicklung dieser siehe Goroshankin, Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Mitth. d. k. russ.-Ges. naturf. Freunde z. Moskau. Bd. XVI (russisch) und Kirchner, Zur Entwicklungsgeschichte von Volvox minor. Beitr. zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von Cohn. Bd. III. Eine zusammenhängende Darstellung der Fortpflanzung und Entwicklungserscheinung der Volvocineen und Verwandten findet man in dem demnächst erscheinenden Abschnitt über die Flagellaten in meinen Protozoen.

[2] Jenaische Zeitschrift f. Medic. u. Naturw. Bd. VII. pag. 471. T. XXIV.

es sich aus der Figur nicht ganz sicher entnehmen lässt, scheint es doch ziemlich wohl angedeutet, dass die vier Zellen der Unterseite nicht zusammenschließen, also die schon vorhandene Blastulahöhle durch eine untere Öffnung noch mit der Außenwelt kommunicirt. eben so wie bei Volvox. Im Allgemeinen wurde jedoch bis jetzt auf diese nicht unwichtige Frage der Blastulabildung wenig geachtet.

Im Speciellen fragt es sich noch. welchen Zustand der Delaminationsgastrula wir für den ursprünglicheren halten sollen, den mit ursprünglicher innerer Urdarmhöhle oder den mit solider Entodermmasse, die sogenannte Parenchymula Metschnikoff's. Im Anschluss an unsere seither festgehaltene Hypothese müssen wir uns mit Lankester, wenngleich aus anderen Gründen, für die Ursprünglichkeit der ersteren Form entscheiden. Wir entschließen uns hierzu um so eher, als wir schon früher betont haben, dass die sogenannte Parenchymula uns als Primitivform große Schwierigkeiten hinsichtlich ihrer Erklärung darzubieten scheint.

Wir dürfen diese Betrachtung nicht schließen ohne hervorgehoben zu haben, dass wir absichtlich auf die Ontogenie der Spongien keinen Werth bei der Besprechung dieser Verhältnisse gelegt haben. In dieser Hinsicht denke ich gerade umgekehrt wie Metschnikoff, welchem die Ontogenie der Spongien für seine Parenchymulatheorie besonders günstig erscheint. Da ich der Ansicht bin, dass die Gruppe der Schwämme eine gegen die übrigen Metazoen ganz abgeschlossene ist, die durchaus selbständig aus der Abtheilung der Choanoflagellata (Sav. Kent) hervorging, so scheint es mir unrichtig diese Gruppe bei der Erklärung der Phylogenese der übrigen Metazoen zu Rathe zu ziehen.

Schließlich bleibt noch die Erörterung eines Umstandes übrig, welcher unsere Hypothese vielleicht nicht unwesentlich unterstützt, nämlich die jüngst geschehene Entdeckung eines Organismus, der in vieler Hinsicht die Forderungen erfüllt, welche wir an das hypothetische tafelförmige zweischichtige Urstadium. unsere Plakula stellen müssen.

Dieser Organismus ist der seltsame marine Trichoplax adhaerens, den F. E. Schulze kürzlich beschrieb[1]. Obgleich die Lebensgeschichte und namentlich die Fortpflanzungserscheinungen dieser Form

[1] Zoolog. Anzeiger 6. Jahrg. Nr. 132. 1883. p. 92.

noch nicht ausreichend aufgeklärt sind, scheint es mir doch wie Schulze sicher, dass sie eine entwickelte, ausgebildete und keine Larvenform ist. Dieser Trichoplax würde nun in jeder Hinsicht einen Vertreter unserer Plakula darstellen, wenn er nicht schon einen Schritt zu höherer Entwicklung gethan hätte, da er nämlich nicht eine zweischichtige sondern eine dreischichtige Platte darstellt. Zwischen das die Unterseite einnehmende cylinder-epithelartige Entoderm und das die Oberseite deckende dünne, plattzellige Ektoderm schiebt sich eine bindegewebige, ohne Zweifel aus dem Entoderm hervorgegangene Lage, welche einem Mesoderm wohl vergleichbar ist. Ich halte nun meinerseits die von F. E. Schulze schon angedeutete Vergleichbarkeit der Gewebsschichten dieses Trichoplax mit den Keimblättern der Metazoen für sehr wahrscheinlich, mit Ausnahme einer direkten Homologie des mittleren sogenannten Mesoderms, das doch wohl eher als eine selbständige analoge Bildung zu beurtheilen ist.

Im Übrigen erachte ich es für sehr wahrscheinlich, dass der Trichoplax adhaerens eine jener Übergangsformen zu den nach dem Gastrulaschema gebauten höheren Metazoen darstellt, wie sie auf Grund der dargelegten Hypothese zu erwarten sind.

Da ich die Grundzüge der Hypothese schon vor dem Bekanntwerden der Schulze'schen Entdeckung gefasst hatte, so war ich überrascht in letzterer bis zu einem gewissen Grade eine so unerwartete Bestätigung rein spekulativer Betrachtungen zu finden. Wenn daher auch der vorstehende hypothetische Versuch nicht auf den interessanten Trichoplax basirt ist, so hat dieser doch die Veranlassung gegeben, die Spekulation zu veröffentlichen. Ich bin zwar nicht überzeugt, dass unsere Wissenschaft direkten Gewinn aus der Verfolgung derartiger spekulativer Bestrebungen ziehen wird, doch liegt in ihnen vielleicht einige Anregung zu genauerer Untersuchung der ontogenetischen Bildungsgeschichte der Blastulae und Gastrulae, wodurch endlich die wahrscheinlichste Hypothese, d. h. diejenige welche die widerspruchfreiste und zugleich meist erklärende ist, zum Siege gelangen wird.

Heidelberg, den 8. Oktober 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Auf beifolgender Tafel XX habe ich es versucht, die im Vorstehenden entwickelten Ideen über die Rückführung der verschiedenen Blastula- und Gastrulaformen auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt durch einige Schemata noch genauer zu erläutern. Derjenige Vorgang, welchen ich als den ursprünglichsten betrachte, ist auf Fig. 1 *a*—2 *a*— *d* dargestellt. Fig. 1 *a* Zweitheilung; Fig. 2 *a* achtzelliges Stadium; durch eine äquatoriale Furchung haben sich die roth schraffirten Entodermelemente von den weißen Ektodermelementen getrennt. Natürlich kann diese Trennung unter Umständen auch schon früher unter anderen dagegen erst später eintreten. Fig. 2 *b* Schnitt. Die Ekto- und Entodermzellen haben sich vermehrt und bilden nun eine sehr deutliche Plakula. Auf Fig. 2 *c* beginnt dieselbe ihre Einkrümmung auf der Entodermseite und diese führt schließlich auf Fig. 2 *d* zu völliger Invagination des Entoderms.

Fig. 1 *a*, 2 *a*, 3 *a*—3 *c* zeigen die Entwicklung der sogenannten Invaginationsblastula. Die Weiterentwicklung des Stadiums Fig. 2 *a* gestaltet sich dadurch anders, dass sich die gesonderten Ecto- und Entodermzellen durch Ausbildung einer Furchungshöhle von einander abheben (Fig. 3 *a*) und schließlich zur Blastula führen. Dieselbe besteht natürlich aus zwei verschiedenen Antheilen, einem Ekto- und einem Entodermabschnitte. Besonders zu betonen ist jedoch noch, dass die relative Größe dieser Abschnitte bei den verschiedenen Invaginationsblastulae sehr verschieden zu sein scheint, was sich auf frühzeitigere oder spätere Sonderung der Ekto- und Entodermelemente zurückführen lässt, so wie auf die Quantitätsverhältnisse beider Elemente. Das Stadium Fig. 3 *b* führt schließlich in bekannter Weise durch Invagination Fig. 3 *c* in das Gastrulastadium über.

Fig. 1 *a*—1 *c* stellen die Delaminationsblastula dar. Fig. 1 *a* Zweitheilung, Fig. 1 *b* achtzelliges Stadium, jedoch nur vier Zellen gezeichnet in seitlicher Ansicht. Schon auf dem vierzelligen Stadium wird sich die Neigung zur Zusammenkrümmung aussprechen, welche zu einer Umlagerung der Zellen führt, so dass dieselben sich nun ihre Entodermpartien axial zuwenden. Dabei kann es wohl kommen, dass die Furche, die den Übergang aus dem vier- ins achtzellige Stadium bewirkt, nahezu oder völlig äquatorial läuft, wenn nämlich eine Umlagerung der vier ersten Furchungskugeln um einen rechten Winkel eingetreten ist. Durch weitere Theilungen, die eigentlich sämmtlich unter einander parallel laufen und nur durch die fortdauernde Zusammenkrümmung radial zum Centrum des Embryo gerichtet erscheinen, geht das Stadium der Fig. 1 *c* (Schnitt) hervor, das schon eine deutliche Höhle, die jedoch auf der Unterseite noch nicht abgeschlossen ist, aufweist. Schließlich geht dieses Stadium in leicht verständlicher Weise durch weitere Zellvermehrung und endlichen Verschluss in die Blastula über, die nach unserer Ansicht entsprechend der Volvocineenblastula entstand. Sämmtliche Zellen dieser Blastula sind noch aus den zwei Elementen, dem Ekto- und Entodermantheil, zusammengesetzt, welche sich nun sondern, indem eine äquatoriale Furche jede Zelle in einen äußeren und inneren Antheil trennt Fig. 1 *c*. Nicht immer scheint die Abspaltung der Ento-

Fig. 1a

Fig. 1b

Fig. 1c

Fig. 1d

Fig. 1e

Fig. 2a.

Fig. 2b

Fig. 2c

Fig. 2d

Fig. 3a

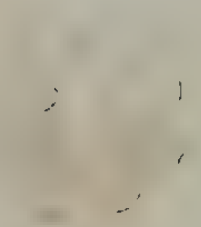


Fig. 3b

Fig. 3c

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. J.G. Bach, Leipzig.

dermantheile der Delaminationsblastula so gleichmäßig zu verlaufen, wie dies hier gemäß dem bei den Geryoniden von Fol und Metschnikoff konstatirten Verlauf dargestellt wurde. Wenigstens scheint die Schilderung, welche Kowalevsky von der Delamination bei Eucope entwirft, darauf hinzudeuten, dass die Abspaltung zuweilen auch mehr successive geschieht und sich so die Centralhöhle der Blastula allmählich mit dem Entodermzellenmaterial erfüllt. Dass hier zunächst eine ganz solide Entodermausfüllung zu Stande kommt, in der erst nachträglich eine Urdarmhöhle auftritt, darf wohl sicher als eine sekundäre Abänderung aufgefasst werden. Eine andere Abänderung der Delaminationsblastula bieten dagegen die Siphonophoren dar, wo die Ausbildung einer Blastulahöhle unterdrückt ist und sich erst nachträglich eine Urdarmhöhle in der soliden Entodermzellenmasse ausbildet. Die Rückführung dieser Modifikation auf den von mir für den ursprünglichen gehaltenen Modus der Geryoniden scheint keine besondere Schwierigkeiten darzubieten.

Über die Unterzunge des Menschen und der Säugethiere.

Von

C. Gegenbaur.

Mit Tafel XXI u. XXII und 1 Holzschnittfigur.

Seit Langem ist den Anatomen ein in verschiedenen Abtheilungen der Säugethiere vorkommendes Gebilde bekannt, welches seiner Lagebeziehung entsprechend als »Unterzunge« bezeichnet, und hin und wieder als eine »Verdoppelung der Zunge«, als eine »zweite Zunge« angesehen ward. Auch noch ein zweites solches Gebilde wurde, wenn auch seltener, wahrgenommen und in ähnlicher Weise gedeutet. In den Lehr- und Handbüchern findet sich dieser Organe entweder gar nicht oder nur in der Kürze gedacht, und nur in den Monographieen einzelner Species ist auf solche Unterzungen genauere Rücksicht genommen und bildliche Darstellungen geben von vielen derselben deutliche Kunde. Freilich ist damit die Erkenntnis der mannigfachen Unterzungen nicht sehr gefördert worden, und wir wissen noch keineswegs, was sie vorstellen und wie sie sich zu einander oder zur Zunge selbst verhalten.

Da diese Bildungen bei den Säugethieren keineswegs allgemein verbreitet sind, ist es nicht zu verwundern, dass man beim Menschen nichts auf sie Bezügliches aufgefunden hat, zumal wenn man die durch die Bezeichnung involvirte Vorstellung haben musste, dass hier etwas einer Zunge Ähnliches gegeben sei. Dennoch besteht auch beim Menschen ein solches und nichts weniger als unbekannt gebliebenes Gebilde, welches allerdings wenig beachtet und da, wo von ihm Notiz genommen wurde, als Homologon der »Unterzunge« der Säugethiere nicht erkannt ward. In meinem Lehrbuche der Anatomie

des Menschen habe ich auf die Zugehörigkeit des beim Menschen vorkommenden Befundes zur »Unterzunge« der Säugethiere hingewiesen.

In den vorliegenden Blättern sollen diese Gebilde im Zusammenhange eine Darstellung finden, wobei ich die Befunde beim Menschen jenen der Säugethiere vorausgehen lasse und zum Schlusse die Ergebnisse der Untersuchung zusammenfasse.

Mensch. Die hier bestehenden Verhältnisse sind von den Autoren, die sie beachtet haben, als indifferente Schleimhautgebilde beurtheilt worden. So sagt M. J. Weber[1], dass die Unterfläche der Zunge durch eine Reihe kleiner, röhrenförmiger und gefranster Hervorragungen, Fimbriae linguae, ausgezeichnet ist. Luschke[2] äußert sich folgendermaßen: »An der unteren Fläche ist die Zunge mit einer dünneren, locker an den Muskeln haftenden Schleimhaut bedeckt und weit glatter bis auf unregelmäßige röhren- oder blattförmige zackige 1—2‴ lange Fimbrien (Fimbriae linguae), die hie und da namentlich längs des Verlaufes der hier vortretenden tiefen Zungengefäße als eine schiefe Leiste (Plica fimbriata), ein Überrest der gelösten Anwachsung der Zunge hervorragen.« Ein Jahr später erwähnt Nuhn[3] der Plica fimbriata, an deren Seite die Mündungen der Gl. linguales liegen, und bei Gelegenheit dieser Mündungen wird auch von anderen Anatomen (Luschka[4], Hyrtl[5] und Henle[6]) der Plica fimbriata gedacht. Auch manche französische und englische Autoren beschreiben jene Bildung. So sagt Sappey[7]: »En dehors de ces saillies (des veines ranines), une série de petits replis semilunaires, de forme peu régulière, que Béclard comparait à des petites franges, et qui semblent formés par un éraillement de la muqueuse.« Genauer sind diese Verhältnisse bei Cruveilhier[8] beschrieben. Es heißt daselbst: »sur cette saillie, des franges muqueuses, comme déchiquetées, lamelliformes, de la longueur de deux à quatre millimètres: elles sont disposées suivant une ligne le long des veines ranines. On peut les voir sur soi-même, en se plaçant devant une

[1] Handb. der Anatomie des menschl. Körpers. II. Bd. Bonn 1842. pag. 350.

[2] S. Th. v. Sömmering, Vom Bau des menschl. Körpers. Bd. V. 1844. pag. 591.

[3] Über eine bis jetzt noch nicht näher beschriebene Drüse. Mannheim 1845.

[4] Die Anatomie des menschlichen Körpers. Bd. III. Th. II. pag. 334.

[5] Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 11. Auflage.

[6] Handb. d. systemat. Anat. Bd. II. pag. 141.

[7] Traité d'Anatomie descriptive. Paris 1852. T. II. pag. 751.

[8] Traité d'Anatomie descriptive. Quatrième Edit. T. II. Paris 1865—1868. pag. 46.

glace et recourbant la pointe de la langue vers la voûte palatine. Plusieurs anatomistes les ont considérées comme les débris de l'adhérence qui fixe la langue au plancher de la bouche dans les premiers temps de la vie intra-utérine.« Letzteres bezieht sich offenbar auch auf die von Huschke geäußerte Meinung. In Quain's Elements of anatomy[1] ist derselben Bildung gedacht, als »an elevated line with a fimbriated margin directed outwards, which extends to the tip.« In neuester Zeit endlich wird das Gebilde von Pansch[2] als Plica fimbriata erwähnt und auch abgebildet. Alle diese Autoren scheinen der Ansicht zu sein, dass es sich hiebei um regelmäßige Vorkommnisse handle, dass die Plica fimbriata ein normales Gebilde sei. Sehen wir nun wie es sich hiermit in der That verhält, und was sich bei genauerer Prüfung der Sache herausstellt.

Nach meinen eigenen Beobachtungen kommt die fragliche Bildung in sehr verschiedenen Formzuständen vor. Wo ich sie am meisten ausgeprägt fand, ergiebt sich Folgendes: die Unterfläche des freien Theiles der Zunge lässt immer eine vom Ende des Frenulum ausgehende mediane Falte erkennen, welche sich bis nahe an die Zungenspitze erstreckt und hier zuweilen unter deutlicher Verbreiterung frei ausläuft. Zur Seite dieser faltenartigen Erhebung der Schleimhaut erstreckt sich die Schleimhaut glatt über ein von vorn nach hinten und lateralwärts verlaufendes Feld, welches häufig mit schrägem, lamellös vorspringendem Rande etwa in der Mitte der gesammten Zungenunterfläche endet.

Das so seitlich abgegrenzte Feld erhält seine hintere Grenze durch die noch schräger zur Seite verlaufende Umschlagstelle der Schleimhaut nach dem Boden der Mundhöhle, wovon weiter unten noch die Rede sein wird. Abgesehen von der Mittelfalte ist jenes Feld durch glattere Beschaffenheit seiner Schleimhaut ausgezeichnet, auf welcher sich keinerlei bedeutendere Villositäten oder andere Niveaudifferenzen bemerkbar machen, während solches lateral davon, jenseits des vorerwähnten Grenzsaumes der Fall ist. Man trifft da gar nicht selten zahlreiche feine Riefen, welche dicht gedrängt in querer Richtung zum Zungenrande ziehen und nahe an demselben auslaufen, so dass daselbst wieder eine verschieden breite glatte Zone entsteht (Fig. 2).

Was den lamellös vorspringenden Rand betrifft, durch welchen das

[1] Elements of Anatomy. Ninth Edition. Vol. II. pag. 565.

[2] Grundriss d. Anatomie des Menschen. Berlin 1881. pag. 302. Fig. 268.

mediane Feld sich von der übrigen Unterzungenfläche seitlich abhebt, so ist derselbe in den Fällen, die wir zuerst betrachten, mit unregelmäßigen Zacken versehen, von denen einzelne fadenförmig auslaufen, während andere nur zugespitzt, oder sogar etwas verbreitert und lappig abgerundet sind. Zwischen den einzelnen Zacken ist der Rand bogenförmig ausgeschnitten. Hin und wieder trifft man diese Zacken dichter stehend, bald mit denen der anderen Seite symmetrisch, bald in asymmetrischem Verhalten, wie ein solcher Befund in Fig. 1 dargestellt ist. Sie besitzen bis zu 3 mm Länge und sind zu 4 — 15 vorhanden. Die Schleimhautlamelle, deren Vorsprünge sie darstellen, ist bis zu 1 mm Breite frei. Zuweilen zieht sie in gleicher Linie längs der Verbindungsstelle mit der lateralen Schleimhautfläche, häufiger jedoch ist diese Verbindungsstelle unregelmäßig, durch leichte unter den Faltenvorsprung eingreifende Einsenkungen, die wie seichte Täschchen sich ausnehmen, unterbrochen. Diese entsprechen dann den Ausschnitten, welche der freie Rand der Falte darbietet. Nach vorn sah ich die Falte immer unansehnlicher werden und in der Regel läuft sie neben der Plica mediana aus. Nur in ganz seltenen Fällen besaß sie auch vorn, dicht unter der Zungenspitze, noch einen freien zackenartigen Fortsatz. Diese Beschreibung hätte leicht noch viel ausführlicher gegeben werden können, wenn ich beabsichtigt hätte einzelne Fälle in größerer Anzahl aufzuführen. Fast jeder einzelne Fall bietet irgend etwas Eigenthümliches. Aber es dürfte sich nicht verlohnen nach Hervorhebung der Variation auf alles Detail, besonders bei einem so leicht zugänglichen Objekte, einzugehen.

Man wird ersehen haben, dass diese Beschreibung der Unterfläche der Zunge im Wesentlichen mit dem übereinstimmt, was die oben erwähnten Autoren in der Kürze darüber angegeben haben. Aber man würde irren, wollte man diese Plica fimbriata für ein allgemeines Vorkommen halten, wie es von jenen angenommen zu werden scheint. Unter circa 110 darauf geprüften Zungen ergab sich jener Befund nur 18mal. Die bei Weitem häufigeren Fälle zeigten eine mindere Ausprägung jenes Verhaltens. Die Reduktion ergiebt sich auf eine dreifache Art. Einmal erscheint die Plica fimbriata zwar in der ganzen Länge vorhanden, aber die Zäckchen oder Fimbrien sind um Vieles schwächer entwickelt und fließen großentheils mit dem Kontur der Falte vollständig zusammen. Stellenweise Vertiefungen unterhalb der Falte die Zunge von unten betrachtet deuten noch das auch im ausgebildetsten Zustande bestehende Verhalten an (Fig. 2 .

Eine zweite Form der Reduktion besteht darin, dass die Plica nicht die ganze Längenausdehnung besitzt, wie vorhin beschrieben. Sie beginnt in der Regel in größerer Entfernung von der Zungenspitze und endet früher auf der freien Unterfläche der Zunge, so dass sie nicht mit der Umschlagsstelle der Schleimhaut in Kontakt kommt. Der Fimbrienbesatz ist aber nicht undeutlich erkennbar. Zu diesen Fällen rechne ich den von Pansch abgebildeten, welcher, mit den vollkommen entwickelten Zuständen der Plica verglichen, die Reduktion der Plica vorzüglich in der Länge derselben erkennen lässt. Endlich wird ein dritter Zustand durch gänzliche Abwesenheit der Fimbrien vorgestellt, wobei die gesammte Plica nur durch eine ihre Stelle einnehmende Linie dargestellt wird. Diese ist bald eine in der ganzen Länge deutliche aber schmale, bald eine ganz schwache Erhebung, stellenweise wie verwischt, an anderen Stellen etwas deutlicher, immer in derselben Lage und in gleichem Verlaufe wie die Plica fimbriata. Seltener vereinigen sich die beiderseitigen Plicae unter der Zungenspitze (Fig. 3). Von den untersuchten Zungen boten 65 jenen Befund. Wie immer jedoch diese Linie als solche undeutlich ist, so wird doch durch die Beschaffenheit der Schleimhautflächen eine Verschiedenheit zwischen dem medialen und dem lateralen Unterzungenfelde bemerkbar. An dem letzteren finden sich auch bei fehlender Grenzlinie die feinen queren Riefen und Streifen, indess das mediale Feld stets vollkommen glatt sich darstellt, oder nur verstreichbare Faltungen besitzt. Die Häufigkeit des Fehlens der Plica fimbriata macht begreiflich, wie viele Autoren dieses Gebildes gar keine Erwähnung thun, und manche sogar von einer völlig glatten Beschaffenheit der Schleimhaut an der Unterfläche der Zunge sprechen.

Der verschiedene Befund, in welchem die Plica fimbriata auftritt, lässt die Frage entstehen, wie sich dieselbe zu den Altersperioden verhalte, ob sie eine mit dem Alter sich ausbildende oder eine sich rückbildende Einrichtung vorstelle. Ich kann mich darüber kurz fassen, indem ich anführe, dass ich sowohl Vorkommen als auch Mangel derselben in sehr differentem Alter antraf. Aus höherem Alter (über 50 Jahre) bot sich nur eine relativ geringe Zahl von Individuen dar, bei denen allerdings die Plica sehr undeutlich sich darstellte. Daraus einen Schluss auf stattgefundene individuelle Rückbildung zu ziehen, darf ich jedoch um so weniger wagen, als auch bei jüngeren Individuen ein gleicher Befund sich ergab. Bei Neugeborenen fand ich diese Bildung im Ganzen zwar bedeutender aus-

geprägt Fig. 5, im Verhältnis zum Volum der Zunge, allein es trafen sich auch alle jene Rückbildungszustände, wie sie oben beschrieben sind. Einen derselben findet man in Fig. 5 abgebildet. Als eine bei den Zungen Erwachsener von mir bis jetzt nie gesehene Eigenthümlichkeit erwähne ich noch des Zusammenfließens der beiderseitigen Plicae fimbriatae unterhalb der Zungenspitze, so dass dadurch der Anschein einer zweiten zungenähnlichen Bildung entstand Fig. 4). Ich habe diesen Befund unter 27 Zungen nur zwei mal, einmal von einem Neugebornen, ein zweites Mal bei einem circa drei Wochen alten Kinde wahrgenommen.

Die bedeutendere Ausbildung der Plica fimbriata spricht sich besonders durch die Länge der Fimbrien aus, von denen die vordersten nicht selten die hinteren an Ausdehnung übertreffen. Zuweilen ist jederseits die erste von ansehnlicher Länge. Im Ganzen ergiebt sich also auch hier eine große Schwankung, das fragliche Gebilde ist in hohem Grade variabel und kann bis auf die auch an Zungen Erwachsener vorkommende Grenzlinie völlig fehlen. Es kann sonach nicht daran gedacht werden, dass die Plica fimbriata eine jugendlichen Zuständen allgemein zukommende, späterhin sich nach und nach rückbildende Einrichtung sei, die nur bei einzelnen Individuen in Resten sich forterhielte, sondern sie erscheint schon mindestens in nahezu derselben Irregularität bei Neugeborenen. Man wird annehmen dürfen, dass sie in wesentlich dem gleichen Verhalten, welches sie in jenem frühen Zustande darbietet, fortdauert und so selbst ins höhere Alter übergenommen wird. Ähnlich verhält es sich auch mit der Plica mediana, die im Ganzen einfachere Verhältnisse darbietet. Ihre schwankende Ausbildung giebt sich bei einer Vergleichung der Fig. 1—6 deutlich zu erkennen.

Die Unterzunge, wenn wir von einer solchen beim Menschen reden wollen, erscheint also als variables Gebilde: sie kommt in allen Zuständen der Rückbildung vor, bis zum gänzlichen Fehlen, in welchem Falle wir aber die von ihr sonst eingenommene Fläche durch verschiedene Beschaffenheit der Schleimhaut von dem lateralen Felde der gesammten Zungenunterfläche ausgezeichnet sehen. Denn das dürfte bereits aus der übrigen Darstellung hervorgegangen sein, dass wir es hier nicht bloß mit den beiderseitigen Plicae fimbriatae zu thun haben, sondern dass diese nur die freien Seitenränder einer von der Unterfläche der Zunge sich abhebenden Bildung sind, welche von der Plica mediana der Länge nach durchsetzt wird.

Während die »Unterzunge« ein sowohl dem Erwachsenen als

auch dem Neugeborenen gleichmäßig zukommendes Gebilde vorstellt, ist eine andere im Allgemeinen jenem ähnliche Bildung auf frühere Lebensperioden beschränkt, oder doch hier in bedeutenderer Ausbildung anzutreffen. Es ist das eine Falte, welche sich an der Umschlagstelle der von der Unterzungenfläche zum Boden der Mundhöhle tretenden Schleimhaut vorfindet. Obschon hier, wie ich zum Voraus bemerke, etwas ganz Anderes vorliegt als bei der Unterzunge, so habe ich doch Ursache auch dieser Faltenbildung hier des Näheren zu gedenken. Ich habe sie bei Embryonen aus der letzten Fötalperiode, so wie bei Neugeborenen, auch noch bei Kindern von einigen Wochen aufgefunden. Die Falte beginnt dicht am Frenulum, oder es setzt sich dieses sogar in sie fort, von da erstreckt sie sich längs der Zungenbasis nach hinten, um sich da zu verlieren, wo der untere Mundhöhlenraum zur Seite der Zunge seinen Abschluss findet. Die Falte zeigt sich ähnlich der Plica fimbriata von blasser Farbe und ist eben so wie jene mit zackigen Fortsätzen (Fimbrien) versehen, von denen die vordersten in der Regel die ansehnlicheren sind (Fig. 6). Diese Faltenbildung wird verständlicher durch die genaue Berücksichtigung des Ortes ihres Vorkommens. An Querdurchschnitten gehärteter Objekte gewahrt man unter der Falte den Komplex der Sublingualdrüsen gelagert, so wie den Ductus Whartonianus, welcher bis zum vorderen Ende der Falte verläuft. Da dieser Drüsenapparat einen zur Seite der Zungenbasis befindlichen, von der lateralen Bodenfläche der Mundhöhle sich erhebenden Wulst bildet, kann man sich die fragliche Falte als einen Saum des letzteren vorstellen. An diesem Saume, zuweilen aber auch etwas weiter medianwärts, münden die Rivin'schen Gänge. Beim Erwachsenen ist von dieser Plica sublingualis nichts mehr zu bemerken, wie denn auch alle Beschreibungen der Mundbodenschleimhaut von jener Falte und ihrer Fimbrien fast keine Erwähnung thun. Nur die Caruncula salivalis oder sublingualis gehört hierher als ein Rest der Erhebung. Sie geht, wie es mir einige Male sich darstellte, aus der vordersten Zacke der Plica hervor. Doch möchte ich das nicht als Regel ansehen, da ich im vordersten Theile der Plica auch schon vergeblich nach der Mündung des Wharton'schen Ganges gesucht habe. Die Ausbildung der Plica sublingualis zeigt sich gleichfalls sehr mannigfach. Im Allgemeinen habe ich sie, wenn auch zuweilen sehr schwach, doch konstanter gefunden als die Plica fimbriata. Das gewöhnlichere Verhalten der Plica habe ich in Fig. 320 meines anatomischen Lehrbuches abgebildet. Seltener kommt ein Zusam-

menfließen der beiderseitigen Plicae in der Medianlinie vor s. Fig. 4). Nach dem oben Bemerkten scheint die Bedeutung dieser Plica aus den Lagebeziehungen hervorzugehen, so dass sie mit der Entstehung der Glandula sublingualis zusammenhängen dürfte. Nach der Entwicklung der letzteren muss die bezügliche Schleimhautstrecke gegen den unteren Mundhöhlenraum sich erheben und gegen die Unterfläche der breiter gewordenen Zunge lagern, wobei, wie Durchschnitte lehren, der Wulst der Drüsen einen kantenartigen Vorsprung in den Raum zwischen Zunge und lateraler Mundhöhlenwand bildet. Der die Sublingualdrüse enthaltende Wulst erscheint bei dem dichten Zusammenschlusse der betreffenden Theile wie in jenen Raum eingepresst. Auch beim Erwachsenen ist diese Lagebeziehung der Glandula sublingualis auf Durchschnitten noch gut zu erkennen und Henle giebt davon in seiner Eingeweidelehre (1. Aufl. Fig. 44 eine recht deutliche Darstellung. An der aufwärts sehenden Kante jenes Wulstes erhebt sich also die in Rede stehende Schleimhautfalte und giebt sich damit als eine Anpassung an den gegebenen Raum zu erkennen. Die Fimbrien der Falte wären dann einfach Schleimhautwucherungen, die mehr einer Ausfüllung des Raumes dienten. Sie hätten in diesem Falle keinerlei organologischen Werth. Damit würde dann auch das Verschwinden dieser Gebilde in Zusammenhang stehen, welches vielleicht schon vor der Geburt angebahnt, jedenfalls nach der Geburt eintritt, wenn das freiere Spiel der Zunge an die Stelle der früheren engen Verpackung getreten ist. Diese Auffassung, so plausibel sie scheint, kann ich jedoch nicht als unbedingt sicher ausgeben, denn es besteht bei manchen Säugethieren ein im Wesentlichen mit der Plica sublingualis übereinstimmendes Gebilde, welches auch den Erwachsenen zukommt. Es bleibt daher die Möglichkeit, dass wir es auch in der Plica sublingualis des Menschen mit einem Erbstücke zu thun haben, welches auch auf Grund gleicher Bedingungen mit jenen niederen Formen sich entfaltet hat. Wenn dem aber auch so ist, so zeigt die Rückbildung, welche die Plica sublingualis beim Menschen erfährt, dass in ihr eine minder tief im Organismus begründete Bildung vorliegt als in der persistirenden Plica fimbriata, die schon dadurch einen höheren morphologischen Werth empfängt. Dieser steigert sich durch die Beziehungen zur Unterzunge der Säugethiere, wie durch die nähere Betrachtung derselben klar werden wird[1].

[1] Das untersuchte Material von Säugethieren stammt zum Theil aus den Vorräthen, zum Theil aus der Sammlung des hiesigen anatomischen Institutes.

Quadrumana. Unter den Affen wird die Unterzunge nur in beschränkter Verbreitung angegeben. Meckel[1] erwähnt zwar, dass er »eine Andeutung davon« in ansehnlichen aber weichen Vorsprüngen bei Papio, Cebus und Ateles angetroffen habe. Otto[2] bildet von Mycetes, Ateles, Cebus, Callithrix und Hapale sublinguale Gebilde ab. Es sind also vorwiegend platyrrhine Gattungen, denen eine Unterzunge zukommen soll. Damit stimmt auch Owen's[3] kurze Angabe überein, welche die Unterzunge bei den Katarrhinen rudimentär oder obsolet bezeichnet. Über die Anthropoiden besteht nur eine kurze Andeutung Bischoff's für den Gorilla. Ich habe sie beim Orang in zwei Exemplaren und bei einem von Hylobates vermisst. Dagegen finde ich sie beim Schimpanse. An vier von Troglodytes niger untersuchten Zungen ergab sich folgender Befund: Bei einem Exemplare der Zunge, welche sehr stark kontrahirt war, bestand eine ansehnliche Plica fimbriata, die in einiger Entfernung von der etwas eingezogenen Zungenspitze begann (Fig. 7) und sich längs der Basis nach hinten erstreckte. Die eigentliche Plica, d. h. der frei vorragende Rand der Unterzunge maß 2 mm und lief in eine Anzahl großentheils abgerundeter Zacken aus, wie man aus der gegebenen Abbildung ersehen mag. Die starke Verkürzung der Zunge ließ das Gebilde etwas anders sich darstellen als es in den anderen Zungen erscheint. Bei einer derselben (Fig. 8) bemerkt man in der Medianlinie der Unterfläche der Zunge eine longitudinale Einsenkung, von welcher aus die glatte Schleimhaut in eine unregelmäßige Plica fimbriata sich fortsetzt, die mit der anderseitigen zusammen in einen feinen medianen Fortsatz gegen die Spitze der Zunge sich erstreckt. Eine Plica mediana fehlte. Die gesammte Unterzunge giebt sich dadurch als einheitliches Gebilde zu erkennen, welches wir, wie schon beim Menschen erwähnt, nicht bloß auf die freie Falte beschränkt wissen wollen. Am Grunde dieser Unterzunge findet sich nochmals eine Schleimhautfalte, welche jederseits mit zwei ziemlich symmetrischen Zacken endet. Sie entsprechen einer Caruncula sublingualis, da auf jedem derselben je eine Drüsenmündung liegt, die

---

Auch freundlicher Mittheilung verdanke ich Manches, was mir wichtig war. So Herrn Prof. M. Fürbringer in Amsterdam drei Troglodytes-Zungen, dann eine von Dendrolagus inustus. Herrn Prof. v. Koch in Darmstadt: Chiromys.

[1] System der vergl. Anat. Bd. IV.

[2] Erläuterungstafeln von Carus und Otto. Heft IV. Taf. VII.

[3] Anatomy of vertebrates Vol. III. pag. 199.

wohl dem Ductus Whartonianus angehört. Andererseits wird aber auch in der Mehrfachheit der Vorsprünge an die Plica sublingualis des Menschen erinnert. Eine dritte Zunge verhält sich ähnlich der oben beschriebenen. Dagegen ergab sich bei der vierten von einem älteren Exemplare ein ziemlich abweichender Befund (Fig. 9). Die Stelle der Plica fimbriata war nämlich durch eine Reihe stumpfer papillenartiger Erhebungen dargestellt, welche dicht an der Zungenspitze sich vereinigten. Auf einzelnen Strecken erschien diese Linie wie eine fein gekräuselte Falte. Bei Betrachtung mit der Lupe löste sich die Kräuselung in flache aber dicht gedrängte Papillen auf. Einzelne solcher Vorsprünge fanden sich auf der von der Falte abgegrenzten Fläche. Eine in den vorher beschriebenen Fällen nur undeutlich vorhandene Plica mediana war sehr deutlich wahrzunehmen. Durch den Gesammtbefund bei Troglodytes ergiebt sich für die Primaten eine große Übereinstimmung in der Erscheinung der Unterzunge. Sie stellt sich in Gestalt eines dreiseitigen Feldes an der Unterfläche der Zunge dar, die seitlichen Begrenzungen dieses Feldes erscheinen in der Plica fimbriata, die hintere Begrenzungslinie ist tief eingebuchtet durch den hier in den Zungenkörper tretenden Musculus genioglossus. Auf das Fehlen bei Hylobates und beim Orang kann ich für so lange kein großes Gewicht legen, als nicht eine Mehrzahl von Zungen dieser Genera untersucht ist, denn es ist möglich, dass bezüglich des Vorkommens ähnliche Verhältnisse wie beim Menschen bestehen. Nur ein einziger Umstand lässt mich die Annahme für begründet halten, dass das Fehlen bei jenen ein allgemeineres sein möchte, nämlich der Mangel jeder Andeutung des Feldes, welches sonst von der Unterzunge eingenommen wird, und welches ich beim Menschen durch die differente Beschaffenheit der Schleimhaut nahebei immer wahrnehmbar fand.

Was die übrigen Quadrumanen betrifft, so lauten die oben citirten Angaben Otto's auf eine ziemliche Verbreitung des Organs in dieser Abtheilung und zwar bei den Platyrrhinen und Arctopitheken. Die genauere Prüfung lehrt jedoch, dass hier eine Verwechselung vorliegt, in so fern nicht das der Unterfläche der Zunge zukommende Organ, sondern ein anderes Gebilde hier vorkommt. Die Abbildung, welche Otto von Mycetes und Hapale giebt l. c., lässt das deutlich erkennen. Bei ersterem ist es ein vor dem Frenulum vortretender dicker Vorsprung, der in zwei kurze Fortsätze ausläuft, ziemlich entfernt von der Zungenspitze. Bei Hapale ist es ein ähnlicher Vorsprung von schlankerer Form, nach vorn in zwei Hälften getheilt,

deren jede in mehrere feine Spitzen ausläuft. Die Entfernung dieses Gebildes von dem Körper der Zunge lässt, abgesehen von anderen Eigenthümlichkeiten, nicht daran denken, dass hier eine Sublingua gegeben sei, vielmehr entspricht das Gebilde, wie ich mich selbst an einem jungen Mycetes seniculus überzeugte, einer Caruncula sublingualis, die hier jederseits zu einem einheitlichen Gebilde zusammengetreten ist. Auch bei Hapale — ich habe H. jacchus darauf untersucht — fehlt die eigentliche Unterzunge und das von Otto dargestellte Organ gehört in die Reihe der anderen Bildungen und stellt sich der Plica sublingualis gleich, die oben beschrieben wurde. Mit dieser auch schon aus den bildlichen Darstellungen zu gewinnenden Auffassung stimmen auch die Ergebnisse der Untersuchung der Unterzunge von Cebus capucinus, so dass ich das Verhalten dahin präcisiren kann, dass den Platyrrhinen und Hapale eine echte Sublingua fehlt, dagegen ein sich verschieden verhaltendes, von der Plica sublingualis abzuleitendes Gebilde zukommt.

Für die Katarrhinen wird nur von Meckel bei Cynocephalus der Besitz einer Unterzunge angegeben, während Otto das Vorkommen einer solchen für alle Katarrhinen in Abrede stellt. Er sagt ausdrücklich, dass er bei Allen untersuchten Pavianen und Meerkatzen nichts Anderes als eine Speichelwarze oder Speichelfalte finden konnte, wie beim Menschen. Da er hier so gut unterscheidet, muss es auffallen, dass er das Gebilde bei Mycetes und Hapale nicht auch als zu jener Kategorie gehörig erkannt hat. Bei den von mir untersuchten Zungen von Affen der alten Welt bestätigte sich die Angabe Otto's im Wesentlichen, dagegen fand ich bei Inuus nemestrinus an der Zungenunterfläche jederseits einen feinen Streifen, der ein medianes Feld von einem lateralen schied, und in der Lage ziemlich der Stelle entsprach, welche bei Troglodytes die Plica fimbriata einnimmt. Bei Cercopithecus (C. sabaeus war der ganze freie Theil der Zunge durch eine mediane, von der Schleimhaut gebildete Doppelleiste ausgezeichnet. Beide Erhebungen waren durch eine seichte Rinne von einander getrennt. Dicht an der Zungenspitze endeten die Erhebungen. Ich erwähne diese Befunde ohne großes Gewicht auf sie zu legen, da sie wohl auf eine echte Sublingua hindeuten, allein doch nicht sicher darauf beziehbar sind.

Die mit der Glandula sublingualis in Zusammenhang stehenden Falten fehlen dagegen auch den Katarrhinen nicht. Eine deutliche aber ungezähnelte Leiste finde ich bei Cercopithecus sabaeus, und bei Inuus nemestrinus setzt sich die Falte auf einen unterhalb des

Frenulum sehr ansehnlich vorspringenden und etwas abgeplatteten Höcker fort, der einige Ähnlichkeit mit dem Befunde von Mycetes besitzt. Die deutlichen Mündungen der Ausführgänge von Speicheldrüsen nehmen je eine Erhebung dieser großen Caruncula sublingualis ein. Ob andere Gattungen mit einer Unterzunge ausgestattet sind, bleibt dahingestellt. Jene, die über ein größeres Material verfügen können, mögen es entscheiden. Nach den von mir untersuchten Gattungen kann ich das Organ unter den Primaten nur bei Troglodytes und beim Menschen behaupten, beim Gorilla nach Bischoff.

Prosimii. Unter den Halbaffen ist die Unterzunge am frühesten bekannt geworden. Es war Tiedemann[1], der das Organ bei der Zergliederung von Stenops gracilis auffand und beschrieb. Er spricht von einer doppelten Zunge, »einer wahren Säugethier- und Vogelzunge über einander liegend«. Unter der muskulösen Säugethierzunge »liegt nach vorn eine kleine, vier Linien lange und zwei Linien breite zweite Zunge, mit der untern Fläche der obern durch ein Zungenbändchen verbunden. Diese ist ganz nach Art der Zunge der meisten insektenfressenden Vögel, der Motacillen, Drosseln, Meisen u. a. gebildet, nämlich hornartig, ohne Geschmackswärzchen und an der abgerundeten Spitze fein faserig. Unten ist sie frei und durch ein zweites Zungenbändchen an den Unterkiefer befestigt«. Kleine Bündel des M. hyoglossus und genioglossus »ziehen sich zwischen den hornartigen Überzug hinein, so dass sie gleich der oberen Zunge beweglich sein muss«. Der an diesen Bau geknüpften Vermuthung, dass die Unterzunge zum Ergreifen der Nahrung diene, indess die obere Schmeck- und Schlingorgan sei, wird von Meckel[2] entgegengetreten, welcher das Organ noch bei Lemur mongoz und albifrons beschreibt. »Merkwürdig ist bei ihnen ein ansehnlicher, ziemlich harter, weißlicher länglich dreieckiger Vorsprung, der vom Anfange des freien Theiles vorn an der unteren Fläche, von hinten nach vorn allmählich zugespitzt verläuft und in einiger Entfernung hinter der Zungenspitze frei endigt. Wo er sich vorn von der Zunge entfernt, findet sich zwischen ihm und der unteren Fläche ein zweites vorderes Zungenbändchen. Diese Anordnung zeigt sowohl Lemur als Stenops.« »Bei L. albifrons ist der Vorsprung etwas länger und bedeutend härter als bei L. mongoz.« An diese Angaben reihen sich

[1] Deutsches Archiv für die Physiologie. Bd. V. pag. 352.
[2] System d. vergl. Anat. Bd. IV. pag. 720.

dann jene von Otto [1], welcher bei Stenops gracilis eine zweite Unterzunge auffand.

W. Vrolik [2] nimmt in seiner anatomischen Beschreibung der Gattung Stenops gleichfalls Notiz von dem der Unterfläche der Zunge angeschlossenen Organ, welches er als halb knorpelig, halb häutig beschreibt und von Stenops tardigradus auch abbildet. Das vordere freie Ende des Organs läuft in eine Reihe feiner Spitzen aus.

Von Burmeister [3] werden sublinguale Bildungen bei Tarsius beschrieben. Er meldet darüber Folgendes: »Die untere Fläche der Zunge bleibt am ganzen Umfange und in der Längsrichtung bis auf $^2/_4$ der vorderen Fläche frei. Von der Seite an ist diese Fläche glatt, allein nicht eben, vielmehr sondert sich auf dem freien Vordertheil eine viel glattere, durch eine tiefe Furche ringsum begrenzte, ebene Fläche ab, welche der Länge nach durch eine erhabene Leiste in zwei gleiche Hälften getheilt wird. Diese erhabene Längsleiste, die sogenannte Lytta, hat einen sehr derben Bau, ragt als hohe Kante hervor, erweitert sich etwas am Ende und trägt hier zwei lange feine Spitzen, welche jedoch nicht hornig sind, sondern weich —.« »Unter dieser Platte liegt die kleine Unterzunge, bestehend aus einem zugeschärften vortretenden Rande, welcher die freien Seiten der Zunge, durch seinen Vorsprung aus der Tiefe, vom Zahnfleische sondert und vorn in einen derben gezackten Fortsatz ausgeht. Dieser bildet zwei seitliche tief getheilte Hautlappen und jeder Lappen wieder drei größere, successiv längere Zacken, von welchen noch eine Anzahl kleinerer am Rande sich bemerkbar machen.« »Alle diese Zacken sind eben so dunkelbraun, wie die vorderen Zungenwarzen, auch die äußersten Spitzen der Lytta haben dieselbe Farbe, ihre Oberfläche aber ist glatt und glänzend, fast wie polirt, offenbar wegen des festeren Epitheliums, das alle diese Theile überzieht.« Von dieser ziemlich genauen Beschreibung, die noch eine Figur erläutert, hebe ich hervor, dass darin zweierlei Organe dargestellt sind: ein der Unterfläche der Zunge angeschlossenes und ein darunter befindliches freies, welch' letzteres allein von Burmeister als »Unterzunge« angesprochen wird.

Fernere Kenntnis des Organes bei einem anderen Lemuriden

---

[1] Carus u. Otto, Op. cit. Taf. VII Fig. X u. XI.

[2] Nieuwe Verhand. Eerste Kl. van het Nederland. Inst. Deel 10. 1844.

[3] Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Berlin 1846. pag. 105.

gab J. VAN DER HOEVEN[1] in seinen Beiträgen zur Kenntnis des Potto van Bosman (Lemur Potto, Perodicticus Geoffroyi Bennett.), so wie in seiner anatomischen Untersuchung dieses Thieres. Das Gebilde wird in der ersten Mittheilung als eine besondere Entwicklung des Frenulum linguae betrachtet, in der zweiten Arbeit dagegen genauer beschrieben. Unterhalb der am freien Vorderrande regelmäßig eingekerbten Platte findet sich noch eine zweite, dünne und durchaus häutige Lamelle vor, welche in zwei Spitzen ausläuft. »Am vordersten freien Rande dieses Theiles liegt die gemeinschaftliche Mündung der Unterkiefer- und Unterzungendrüse, es ist daher nicht zu bezweifeln, dass man diesen Theil als eine besondere Entwicklung der Caruncula linguae zu halten hat.« Bei Otolicnus wird das an der Unterfläche der Zunge befindliche Organ von KINGMA[2] beschrieben und abgebildet. Es stimmt am meisten mit dem von Tarsius bekannten überein. Endlich besitzen wir durch OWEN[3] noch genaue Kenntnis der Unterzunge von Chiromys, deren wesentliche Verhältnisse PETERS bestätigt hat. Da ich auf das Organ von Chiromys wieder zurückkomme, mag hier das Citat genügen.

Meine eigenen Beobachtungen können Manches an den Beschreibungen der Vorgänger vervollständigen, Anderes verbessern. Sie stützen sich zum Theil auf Präparate der hiesigen anatomischen Sammlung. Ein als Zunge von Lemur mongoz bezeichnetes Objekt zeigte das Organ als eine lanzettförmige, der Unterfläche der Zunge angefügte Platte (Fig. 10), welche vorn gegen die Zungenspitze ausläuft, von welcher das Ende circa 5 mm entfernt ist. Nach hinten zu verbreitert sich das Organ, um sich dann rasch zu verschmälern. Über diesen hinteren Theil lagert sich von unten und hinten her ein abgerundeter Wulst, welcher zurückgeschlagen werden muss (Fig. 10), um das Organ vollständig zur Ansicht gelangen zu lassen. Die Oberfläche zerfällt in drei Abschnitte, einen medialen und zwei laterale. Der mediale ist durch drei parallele longitudinale Streifen ausgezeichnet, welche hinten flach beginnen, dann als schwache, leistenförmige Erhebungen sich bis zur Spitze fortsetzen. Sie sind von braungelber Farbe und lassen das ganze Gebilde etwas elastisch erscheinen, besonders am schlanken Vorderende, welches von der Zunge frei sich abhebt und eine ventrale Krümmung besitzt. Die

[1] Verhandel. der eerste Klasse van het K. Ned. Inst. 3° Reeks 4 Deel. 1851 und Natuurk. Verhand. der Koningl. Akademie. Deel VII. 1859.

[2] Eenige vergelijkende ontleedkundige Aantekeningen over den Otolicnus Peli. Leyden 1855.

[3] Monograph on the Aye-Aye. London 1863. pag. 41.

mikroskopische Untersuchung zeigt diese Theile aus verhornten Epithelplättchen zusammengesetzt. Seitlich von diesen Hornleisten befindet sich der weiche Theil der Unterzunge, der mit seinem verbreiterten Abschnitte gleichfalls vom Zungenkörper sich abheben lässt, und an seinem freien Rande etwas gewulstet sich darstellt.

Von einem zweiten Lemur, einem neugeborenen Thiere, dessen Art ich nicht sicher zu bestimmen vermochte, war die Unterzunge dem Vorbeschriebenen ähnlich (Fig. 13), nur nach vorn zu weniger schlank als bei jenem, wie denn auch die freie Spitze nicht gekrümmt war. Drei gelbe Leisten erhoben sich auf der Unterfläche und liefen fein auf die Spitze aus.

Von Stenops gracilis hat mir ein älteres Präparat so wie ein ziemlich frisches vorgelegen, in ersterem wohl dasselbe Präparat, an welchem Tiedemann einst die Unterzunge entdeckt hatte. Da auch Otto, der hier die von dem Ersteren nicht berücksichtigte sogenannte zweite Unterzunge auffand, eine Beschreibung des gesammten Zungenapparates gab und noch eine bildliche Darstellung, so würde ich des näheren Eingehens auf Stenops gracilis überhoben sein, wenn nicht Manches genauer, als es geschehen, unterschieden werden müsste. Die Unterzunge bietet hier das Eigenthümliche, dass sie nicht so innig der Unterfläche der Zunge angeschlossen ist, wie bei Lemur mongoz, so dass man sie, für sich betrachtet, leicht für eine bloße Plica sublingualis halten könnte, die jedoch unter ihr selbständig erscheint (vgl. Fig. 11 u. 12). Die Länge dieser freien Strecke beträgt 5 mm, indess die Gesammtlänge der Unterzunge deren 12 misst. Der Körper der Unterzunge verbreitert sich nach hinten etwas und läuft daselbst in zwei konvergirende Schenkel aus, welche der Zungenwurzel sich anschließen und durch einen schwachen medianen Einschnitt von einander geschieden sind. Die untere Fläche des Organes ist ziemlich stark gewölbt, die lateralen Ränder sind aufwärts geschlagen und besitzen ganz unansehnliche Vorsprünge, indess der vordere freie Rand in circa 14 feine Zacken verläuft. Eine beträchtliche mediane Vertiefung erstreckt sich über $^3/_4$ der Länge der Unterfläche und läuft vorn flach aus. Inmitten dieser Vertiefung tritt eine Leiste kielartig vor und ist, wenigstens an dem frischeren Objekte, frei bis zum freien Unterzungenrande fortgesetzt. Sowohl die Einsenkung als ihr Kiel tragen gelbbräunliche Färbung, die auch längs des ganzen freien Randes des Organes besteht. An dem alten Präparate war keine Färbung mehr erkennbar. Von der oberen Fläche tritt eine Schleimhautfalte ganz wie ein Frenulum zur Unterfläche

der Zunge. Was an dem Organe jedoch am meisten auffällt, das ist außer der größeren Selbständigkeit die verhältnismäßig bedeutende Dicke, die es nicht als eine bloße Schleimhautfalte ansehen lässt. Eine solche ist jedoch auch bei Stenops gracilis die Plica sublingualis, welche vorn in zwei Hälften getheilt ist und von da an bis zum hinteren Ende in eine Anzahl feiner Zacken ausläuft. In den meisten Punkten mit Stenops gracilis übereinstimmend finde ich die Unterzunge von einem als Galago madagascarensis bezeichneten Präparate. Das Gebilde war nur etwas schlanker, lateral mehr aufwärts gebogen und vorn mit einer geringeren Zahl von Zacken versehen.

Von Chiromys (Fig. 14) habe ich den Owen'schen Angaben nur wenig zuzufügen. Die Sublingualplatte, wie das Organ genannt wird, ist der Zunge fast in ihrer ganzen Ausdehnung angeschlossen, so dass nur der in die Spitze auslaufende seitliche Rand etwas weniges frei ist. Nach hinten setzt sich der Plattenrand über die Zungenbasis hinaus zur Zungenwurzel fort. Eine mediane etwas gelblich gefärbte Längsleiste, welche Owen von knorpelartiger Festigkeit angiebt, erstreckt sich bis zur Spitze, und bietet dem Befühlen beim Streichen nach hinten feine Vorsprünge. Die mikroskopische Untersuchung zeigt die ganze Leiste aus einer starken verhornten Epithelschicht gebildet, von welcher feine nach vorn gerichtete Erhebungen abtreten.

Endlich muss ich noch das Organ von Tarsius erwähnen, da ich den Befund an dem von mir untersuchten Exemplare von dem, was Burmeister angiebt, etwas verschieden finde. Die sublinguale Platte (Fig. 15) ist relativ länger als die frühere Abbildung sie darstellt, und liegt der Zunge so innig an, dass ihr Rand sogar von einer Furche umzogen wird: ein medianer Kiel durch eine ihn begleitende Vertiefung jederseits von dem Seitentheile der Platte sich abhebend, erstreckt sich nach vorn und läuft da in zwei feine Spitzen aus. Die gesammte Bildung hebt sich durch gelbliche Farbe von den benachbarten Zungentheilen ab. Von einer Sonderung des Kieles in mehrfache Abschnitte, wie sie von Burmeister Taf. VI Fig. 3 dargestellt werden, habe ich nichts wahrgenommen. Auch ragten die Kielspitzen nicht so sehr vor, wie es dort dargestellt worden ist. Bezüglich der sehr ansehnlichen Plica sublingualis kann ich die Burmeister'schen Angaben bestätigen. Nur der vordere Theil verhielt sich in so fern etwas verschieden, als er größere Zacken trug.

Marsupialia. Unter den Beutelthieren ist die Unterzunge gleich-

falls verbreitet. Didelphys virginiana[1] besitzt eine die ganze Länge des ansehnlichen freien Theiles der Zunge einnehmende Unterzunge (Fig. 16). Sie ist von sehr langestreckter Leierform, hinten mit ihrem stark verschmälerten Ende in eine sublinguale Plica übergehend, mit dem vorderen verbreiterten Ende dicht an die Zungenspitze reichend. Eben da treten jederseits einige kleine Fortsätze ab. Der seitliche Rand bildet an der hinteren Verbreiterung des Organes eine freie Falte, indess er nach vorn enger an die Zunge angeschlossen ist. Eine mediane Längsleiste, welche bis an das vordere Ende zieht, theilt das Organ in zwei seitliche Hälften. Hinten ist die Leiste etwas breiter und flacher, vorn schmaler aber höher. Eine derbe Epithelschicht lässt die Leiste ziemlich resistent erscheinen. Zu beiden Seiten der Leiste verläuft eine hintere ziemlich breite Furche, welche an diesem Theile je 8—10 schräg nach vorn und seitlich gerichtete Grübchen trägt, die eine Längsreihe bilden. Der hintere Theil der Unterzunge wird von unten her von einer starken Sublingualfalte überragt. An einem Jungen derselben Art habe ich die Zunge von gleicher Ausbildung gefunden. Nur die Grübchen fehlten. Auf Querschnitten mikroskopisch untersucht, zeigt sich eine etwas verdickte von der benachbarten Schleimhaut der Zunge auch durch eine stärkere Epithellage ausgezeichnete Schleimhautschicht, die auch an der den Grübchen des erwachsenen Thieres entsprechenden Stelle nichts Bemerkenswerthes aufwies. Auf keinen Fall kann bei jenen Grübchen an Sinnesorgane gedacht werden. Im Verhalten zur Muskulatur ergab sich im Bereiche der Unterzunge das Vorwalten von longitudinalen, senkrechte Lamellen darstellenden Zügen, zwischen denen Bindegewebszüge verliefen. Die durch den Transversus linguae dargestellte Muskulatur erstreckt sich nicht in die Unterzunge, deren seitliche Grenze genau unterhalb der Enden der untersten transversalen Faserzüge liegt. Ob aber jene longitudinale Muskulatur desshalb der Unterzunge zuzurechnen ist, ist aus diesem einzigen Befunde noch keineswegs zu entscheiden.

Bei einer anderen Didelphys-Art, die mit Didelphys Quica am meisten übereinstimmt, bietet die Unterzunge nur dadurch eine Abweichung, dass die Grübchen seitlich vom Unterzungenkiele fehlen.

Verschieden in der Unterzunge von Didelphys stellt sich jene

[1] Das der anatomischen Sammlung angehörige Präparat war als von D. marsupialis bezeichnet. Ich glaube es auf D. virginiana beziehen zu dürfen, und nicht auf D. cancrivora Gmel.

von Dasyurus (D. hallucatus). Das Organ (Fig. 17) nimmt den größten Theil der Unterfläche der Zunge ein, an deren vorderem Viertheile es sich bedeutend verschmälert. Damit erreicht es die Zungenspitze. Hinten gehen die Seitentheile ziemlich breit auf die Zungenbasis über, wobei der Rand, welcher am mittleren Theile der Unterzunge ziemlich stark ausgeprägt ist, allmählich auslaufend sich in der Schleimhaut der Zungenwurzel verliert. Ein starker Kiel erhebt sich von hinten her allmählich in der Medianlinie und tritt etwas verschmälert bis zur Zungenspitze. Gegen Didelphys bildet die bedeutendere Verschmälerung des vorderen Theiles, so wie die sehr deutliche Fortsetzung des lateralen Randes über eine große Strecke der Zungenbasis eine nicht geringe Eigenthümlichkeit.

Wohl in Anpassung an die relativ schmälere Zunge ist bei Tarsipes die Unterzunge von geringerer Breite und entbehrt damit in Zusammenhang der vorderen vom hinteren breiteren Theile abgesetzten Verschmälerung. Sie läuft vielmehr ganz allmählich gegen das vordere unten der Zungenspitze angeschlossene Ende. Auch setzt sich der seitliche Rand kaum merklich an die Zungenwurzel an.

Diese Verhältnisse sind etwas deutlicher bei Perameles (P. Gunnii) ausgeprägt. Die lanzettförmige Unterzunge erstreckt sich in der ganzen Länge des freien Theiles der Zunge, und ist der genannten Gestalt gemäß hinten etwas verschmälert. Aber dennoch ist zu bemerken wie der seitliche Rand über diese verschmälerte Strecke hinaus gegen die Zungenbasis ausläuft (Fig. 18). Die Ränder sind kaum von der Zungenfläche abgehoben und bilden nirgends freie Vorsprünge. Dagegen tritt die mediane Falte deutlich als Kiel hervor. Eine Plica sublingualis vermisste ich.

Von herbivoren Beutelthieren finde ich Dendrolagus (D. inustus Schl. & Müll.) im Besitze einer Unterzunge, die in manchen Punkten von den beschriebenen abweicht. Das Organ nimmt auch hier einen großen Theil der freien Unterfläche der Zunge ein (vgl. Fig. 19), ist hinten sehr breit, nach vorn verschmälert und läuft unterhalb der Zungenspitze allmählich in jene aus. Die seitlichen Theile gehen in freie, ziemlich schlaffe Falten über und laufen gegen die Zungenwurzel aus. In der Mitte zieht eine Längsfalte, welche hinten ziemlich schmal ist und vorn unter zunehmender Verbreiterung sich abflacht. Die Längsfalte ist ziemlich derb und bildet einen kielartigen Vorsprung, der einige schwache quere Eindrücke besitzt. — Bei Halmaturus (H. Benetti) verhält sich die Unter-

zunge nach dem gleichen Typus Fig. 20), nur ist sie regelmäßiger blattförmig gestaltet. Ihre seitlichen Lamellen sind viel weniger frei als bei Dendrolagus und der Rand derselben ist derart unterbrochen, dass der vordere Theil derselben über den hinteren sich hinwegsetzt. Es bestehen also jederseits zwei nach vorn konvergirende Falten, das vordere Paar tritt bis an die Zungenspitze, das hintere Paar ist schwächer und erstreckt sich gegen die Zungenbasis. Die Symmetrie der Falten spricht gegen die Meinung, dass man es hier mit zufälligen Gebilden zu thun habe. Auch bei einem zweiten Halmaturus, dessen Art nicht bestimmbar war, erschien die Unterzunge in gleichem Verhalten.

Sehr bedeutend ist der mediane Kiel bei Halmaturus ausgeprägt. Dieser ist hier offenbar der ansehnlichste Theil der gesammten Unterzunge. Die seitlichen Theile sind bei Dendrolagus und Halmaturus viel weniger charakteristische Gebilde als bei den übrigen Beutelthieren und fallen weniger ins Auge als der Kiel. Daraus erklärt sich vielleicht, dass Vrolik [1] bei Dendrolagus der Unterzunge keine Erwähnung thut.

Eine Plica sublingualis vermisse ich bei Halmaturus: auch bei Dendrolagus scheint sie zu fehlen. Dagegen sind bei Halmaturus zwei abgeplattete Carunculae sublinguales vorhanden.

Außer den in Vorstehendem speciell angeführten Säugethieren habe ich noch bei einer Anzahl von Gattungen aus der Ordnung der Nager, Insectivoren, Carnivoren, Ungulaten, auch bei einigen Chiropteren nach der Unterzunge gesucht. Ich bin dabei zwar auf mancherlei Eigenthümlichkeiten im Bereiche der in den eben behandelten Abtheilungen die Plica sublingualis vorstellenden Bildungen gestoßen und habe an der Zunge selbst auch mehrmals das als »Lytta« bezeichnete Gebilde getroffen, niemals aber etwas, das zu dem oben geschilderten Befunde in offener Beziehung stände. Ich will damit nicht behaupten, dass eine Unterzunge jenen Ordnungen abgehe, zumal ich erkannt habe, dass eben in jener Lytta Anknüpfungen an die Unterzunge gegeben sind. Da ich darüber bei einer anderen Gelegenheit mich äußern werde, möge mit den hier ausführlicher behandelten Ordnungen ein Abschluss der Untersuchung der äußeren Verhältnisse der Unterzunge gegeben sein.

[1] Ontleedkundige Nasporingen omtrent Dendrolagus inustus in Wis- en Natuurk. Verhand. der Koninkl. Akademie Deel V. Was von einer tiefen Grube gesagt ist, welche am Zungenrücken nach vorn sich hinziehen soll, finde ich in dem mir vorliegenden Präparate nicht bestätigt.

Die geschilderten Unterzungengebilde haben erkennen lassen, dass man es mit zweierlei sehr verschiedenen Theilen zu thun hat, die nur das gemeinsam besitzen, dass sie beide unter der muskulösen Zunge liegen und größtentheils von der Schleimhaut gebildet sind. Beide sind scharf aus einander zu halten. Das eine dieser Gebilde entbehrt der unmittelbaren Beziehungen zur Zunge, es ist die Plica sublingualis, welche über die Glandula sublingualis sich erhebt und häufig einen ausgezackten Rand besitzt. Die vorderste Zacke ist immer die ansehnlichste und zugleich die konstanteste, da an ihr der Ductus Whartonianus mündet. Häufig besteht diese Zacke für sich, der anderseitigen genähert oder angeschlossen, auch papillenartig gestaltet. Dann erscheint das Gebilde als Caruncula sublingualis s. salivalis. Sowohl die Plica sublingualis als ihr in der Caruncula bestehender Überrest sind oftmals als »Unterzungen« bezeichnet, oder mit einer solchen verwechselt worden. So beziehen sich die Angaben von Unterzungen bei Affen durchweg auf bloße Carunculae sublinguales, die nur durch ihren Umfang imponirten, und die »doppelte Unterzunge« von Stenops begreift gleichfalls eine Plica sublingualis in sich. Von Burmeister ward bei Tarsius die Sublingualfalte geradezu als »Unterzunge« im Gegensatze zu der der Zunge angeschlossenen »Platte« aufgefasst. Indem wir so diese Gebilde schärfer sondern, wenden wir uns zu der eigentlichen Unterzunge, dem Organe, welches die Mehrzahl der Autoren mit jenem Namen belegt hat, und aus mehrfachen Gründen eine besondere Würdigung verdient.

Wir finden an ihm zunächst in den Abtheilungen der Beutelthiere und Prosimier bei allem Gemeinsamen zwei verschiedene Typen ausgedrückt, die eine Analyse erfordern. Das Gemeinsame liegt in dem engen Anschlusse des Organes an die Unterfläche der Zunge selbst. Es ist somit eine zur Zunge gehörige Bildung.

Die Unterzunge der Prosimier ist durch größere Selbständigkeit von jener der Beutelthiere unterschieden. Das Organ ist sowohl an seinen seitlichen Theilen wie mit seinem vorderen Abschnitte frei, so dass nur die Basis und der ihr benachbarte Theil der Oberfläche mit der Unterfläche der Zunge zusammenhängt, zuweilen erstreckt sich sogar eine Art Frenulum von der oberen Fläche der Unterzunge zur Unterfläche der Zunge Stenops . Eine zweite Eigenthümlichkeit liegt in der Verhornung des Epithelialüberzuges. Bei Stenops gracilis besteht dieser auf der gesammten Oberfläche

und macht sich am meisten am freien Rande so wie auf der Unterfläche am medianen Kiel bemerkbar. Bei Tarsius ist die gesammte Unterfläche von derselben Beschaffenheit. Bei Lemur sind drei Längsleisten der Unterfläche verhornt, eine bei Chiromys. Die verhornten Theile zeichnen sich durch gelbliche oder bräunliche Färbung aus. Diese Verhornung bietet an sich nichts Fremdartiges dar, weiß man doch längst, dass das Hornblatt auch in der Mundhöhle eine Rolle spielt und dass auf der Oberfläche der Zunge verhornte Bildungen nicht zu den Seltenheiten gehören. Es sei hier nur an die Hornstacheln der Feliden, an die Hornplatten von Hystrix erinnert. Aber während dort die funktionelle Bedeutung die Entstehung jener Theile erklärlich macht, liegt über der Funktion der Hornbildungen an der Unterzunge ein tiefes Dunkel und gerade die an der Zungenoberfläche die Verhornung erklärende Funktion lässt uns hier bei der Unterzunge gänzlich im Stiche.

Von diesem Gesichtspunkte aus ist jene Eigenthümlichkeit der Unterzunge der Prosimier noch völlig unklar. Es darf daher diese Verhornung als etwas Auffallendes gelten, welches zur genaueren Prüfung des ganzen Organes auffordert. Während wir darauf nochmals zurückkommen, sei endlich noch das Verhalten des freien Randes der Unterzunge hervorgehoben. Bei Stenops bildet er eine Anzahl feiner Spitzen, dem reiht sich Otolicnus an, während die vorn sehr verschmälerte Unterzunge von Lemur nur in wenige feine Spitzen ausläuft. Bei Chiromys ist nur eine mediane Spitze, zwei derselben sind bei Tarsius vorhanden, dessen Unterzunge unter den Prosimiern ihre Selbständigkeit vollständig eingebüßt hat. Hinsichtlich dieser Selbständigkeit ergiebt sich sonach bei den Prosimiern eine kontinuirliche Reihe. Obenan steht Stenops, dann folgt Lemur, dann Chiromys und Tarsius. Die beiden letzten stehen in dieser Beziehung einander näher als den Erstgenannten, da die Unterzunge in ihrer Gesammtlänge der Zunge verbunden ist. Allein es besteht zwischen ihnen doch der Unterschied, dass die Unterzunge von Chiromys mit ihren Rändern noch vorspringt, indess jene von Tarsius mit den Seitenrändern wie in die Zunge eingesenkt ist. Die distale Verschmälerung bei Lemur mongoz lässt dieses Gebilde im Vergleich zu den übrigen hier etwas verkümmert erscheinen.

Vergleichen wir mit den Prosimiern die Beutelthiere, so ist deren Unterzunge vor Allem durch geringere Freiheit ausgezeichnet. *Das Organ ist in der ganzen Länge der Unterfläche der Zunge angeschlossen*, man kann sagen es sei mehr in die Zunge übergegan-

gen. Hierzu bietet Chiromys und Tarsius eine Vermittelung. An Ausdehnung steht die Unterzunge der Beutelthiere jedoch nicht hinter der Unterzunge der Prosimier zurück, übertrifft die letztere sogar an Länge, da sie meist bis zur Zungenspitze reicht. Eine mediane Falte ist immer stark ausgeprägt. Sie trägt jedoch keine dicke Hornschicht mehr, sondern zeigt sich, selbst bei größerer Derbheit, doch mehr in Übereinstimmung mit der Nachbarschaft. Die seitlichen Theile sind nur am Rande frei und bilden daselbst Schleimhautfalten. Am meisten sind sie frei bei Dendrolagus, weniger bei Didelphys und Anderen. Auch am Beginne dieser Seitentheile waltet gegen die Prosimier eine Eigenthümlichkeit: während die Falten bei letzteren zur Seite des Frenulum linguae abschließen, indem sie gegen dieses sich gekrümmt haben, setzen sie sich bei den Beutelthieren gegen die Zungenwurzel fort. Beide Ordnungen greifen aber in so fern in einander über, als die als Eigenthümlichkeiten der einen dargestellten Befunde bei der anderen wenn auch wie eine Ausnahme sich darstellen. So verhält sich die Basis der Unterzunge bei Chiromys jener der Beutelthiere ähnlich, indem ihr seitlicher Rand weiter nach hinten sich fortsetzt. Unter den Beutelthieren dagegen zeigt sich Didelphys in diesem Punkte nach Art der Prosimier. Perameles endlich scheint beide Formen zu vereinigen, in so fern die hinten vor dem Frenulum stark verschmälerte Unterzunge doch noch ihren lateralen Rand auf die Zungenbasis auslaufen lässt. Durch diese Fortsetzung des lateralen Randes wird eine innigere Beziehung zwischen Zunge und Unterzunge ausgedrückt, denn die Unterzunge grenzt sich basal lange nicht so scharf ab, als in den anderen Fällen. Wie immer auch die Unterzunge der Beutelthiere als ein recht bemerkenswerthes Gebilde sich darstellt, so hat es doch im Vergleich mit den Prosimiern eine ganze Reihe von Eigenthümlichkeiten eingebüßt und unter diesen Verlusten ist der der freieren Verbindung mit der Zunge der hervorragendste. Diese Verschiedenheiten werden jedoch schwerlich dazu benutzt werden können, in beiderlei Gebilden ganz differente Organe zu sehen. Ich denke, dass deren Homologie von Niemandem wird angezweifelt werden können, der nicht jeden einzelnen Zustand nur für sich, außer allem Zusammenhang mit anderen verwandten zu betrachten und zu beurtheilen bemüht ist.

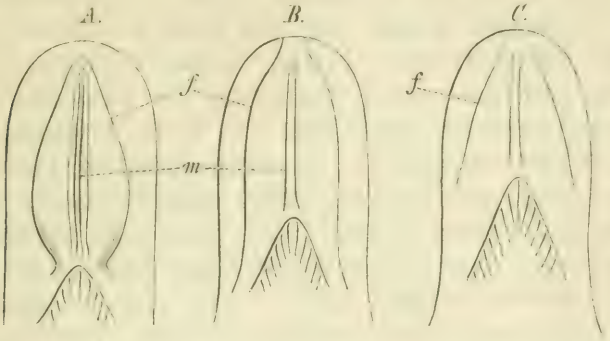
Ist das zugegeben, so ist es nicht schwer den unter den Primaten beim Schimpanse und dem Menschen sich treffenden Befund völlig zu verstehen. Auch hier wird man die Unterzunge erkennen, aber in noch innigeren Beziehungen zur Zunge selbst. Sie hat hier

den bei Prosimiern bestehenden aber bei den Beutelthieren schon fehlenden Hornbeleg gänzlich verloren und stellt ein dreiseitiges Schleimhautfeld dar, welches nur seitlich, in der Plica fimbriata, die ursprüngliche Abgrenzung bewahrt hat, und hier zuweilen auch noch als eine freie Schleimhautlamelle erscheint. Während so das Gebilde von jenem der Prosimier sich weiter entfernt als von dem der Marsupialen schließt es sich inniger an die Unterzunge der Beutelthiere an. Außer den vorhin erwähnten Eigenschaften theilt sie mit der Unterzunge der Beutelthiere die Ausdehnung der Seitentheile gegen die Zungenwurzel zu. Dieses Verhalten ist sogar noch viel weiter als bei den Beutelthieren gediehen und die Unterzunge ist damit vielmehr in die eigentliche Zunge aufgegangen. Unter den Primaten besteht jedoch wieder einige beachtenswerthe Verschiedenheit in dem Vorkommen der Plica fimbriata. Da von den vier untersuchten Schimpanse-Zungen drei die genannte Plica in sehr deutlicher Ausbildung besitzen und eine, obwohl in Rückbildung, doch immer noch viel deutlicher als in sehr vielen Fällen beim Menschen, darf man wohl auf ein konstantes Vorkommen schließen. Untersuchungen einer noch größeren Anzahl werden darzuthun haben, ob nicht auch da eine größere Variation Platz findet. Beim Menschen besteht, wie oben gezeigt wurde, eine sehr bedeutende Schwankung im Vorkommen sowohl wie in dem Ausbildungsgrade des Organes. Troglodytes gegenüber ist dasselbe in viel bedeutenderer Rückbildung begriffen. Dagegen reiht sich der Gorilla, nach dem was Bischoff anführt, an Befunde beim Menschen an.

Daran schließt sich der gänzliche Verlust des Organes, der beim Menschen bereits vorkommt, vielleicht beim Orang und Hylobates ein allgemeiner geworden ist. Wenn sich das Letztere herausstellen sollte, so wäre der Mensch bezüglich dieses auf niedere Zustände verweisenden Gebildes konservativer als die große Mehrzahl der Quadrumanen, über die wir, Troglodytes ausgenommen, unser Urtheil so lange zurückhalten müssen, bis eine größere Individuenzahl in den einzelnen Arten zur Prüfung gelangt sein wird.

Der beigefügte Holzschnitt versinnlicht die Rückbildung der Unterzunge, oder vielmehr ihr Verhalten in drei verschiedenen Zuständen. *A* stellt die Unterzunge eines Lemur dar, *B* eines Beutelthieres und *C* eines Primaten. In einer vierten Figur könnte man noch den gänzlichen Schwund des lateralen Theiles darstellen, so dass nur noch die Plica mediana sich erhalten hat. In einem gleichfalls bei vielen Säugethieren, auch unter den Primaten, bestehenden Zustande

ist auch die letzte Spur der Unterzunge verschwunden und die Zungenunterfläche stellt sich glatt dar.



Wir sehen also ein bei den Prosimiern sehr ausgebildetes Organ bei Marsupialen seine Selbständigkeit verlieren, aber in beiden Ordnungen noch in allgemeiner Verbreitung. Bei der Stellung dieser beiden Ordnungen zum Stamme der Säugethiere ist jene Verbreitung von großer Bedeutung, da darauf gestützt angenommen werden darf, dass in der Unterzunge ein sehr primitives Organ bestehe. Dass es bei Prosimiern selbständiger ist als bei Marsupialen könnte in Anbetracht der Inferiorität der letzteren dahin ausgelegt werden, dass es hier erst entstehe und bei den höher stehenden Prosimiern sich entfaltet habe. Eine solche Deutung muss jedoch zurückgewiesen werden, da der offenbar rückgebildete Zustand beim Menschen nicht an die Prosimier sondern an die Beutler anknüpft. Auch das ist ein Grund zur Zurückweisung jener Auffassung, dass keinerlei Funktion sich erkennen lässt, durch welche die Ausbildung bei den Prosimiern verständlich gemacht werden könnte. Die in Bezug auf die Unterzunge tiefere Stellung der Prosimier wird also in die große Kategorie jener Fälle gehören, in denen ein einem niederen Zustande zukommendes Organ in einer höheren Form sich vollkommen erhalten hat, während es bei tiefer stehenden verschwunden ist. Ähnlich verhält sich ja auch der Mensch durch den Besitz eines Unterzungenrudimentes zu vielen weit unter ihm stehenden Säugern, die keine Spur jenes Organes aufweisen. Diese Thatsachen, so unanscheinend sie sind, gewinnen eine große Bedeutung für die Phylogenie. In unserem Falle lehren sie, dass die Prosimier, wenn wir sie von Marsupialen-Formen ableiten wollen, bei den heute lebenden Marsupialen keine Anschlüsse finden können.

Die Frage nach der Bedeutung der Unterzunge wird da anzuknüpfen haben, wo wir das Organ in seiner mächtigsten Entfaltung sehen. Das ist bei den Prosimiern. Über die physiologische Bedeutung bei Stenops gracilis hat sich schon TIEDEMANN geäußert, wobei wir jedoch MECKEL'S Urtheil darüber beipflichten möchten. Wenn aber noch eine weitere Begründung der Nichtbetheiligung bei der Nahrungsaufnahme nöthig wäre, so ist die Erwägung der Beschaffenheit der Unterzunge bei Lemur ausreichend zur Unterdrückung jeder Vorstellung, dass man hier es mit einem Greiforgan oder einer Stütze der Zunge selbst zu thun habe. Dass auch an Beziehungen zu Sinnesorganen nicht gedacht werden kann, geht aus der Beschreibung der einzelnen Formen hervor. Man wird so sagen müssen, dass ein Organ unbekannter Funktion vorliege. Die weiterhin bestehende Rückbildung legt nun die Wahrscheinlichkeit nahe, dass bereits bei den Prosimiern die Funktion verloren gegangen sei, so dass wir schon hier in der Unterzunge ein rudimentäres Organ vorliegen hätten. Diese Möglichkeit, zu der alle Thatsachen drängen, zugestanden, wird man die Zunge selbst im Verdacht haben dürfen, dass sie Funktionen der Unterzunge übernommen und in Folge dessen das Organ zu einem rudimentären sich gestalten ließ. In der That ging aus der Vergleichung der verschiedenen Befunde der Unterzunge hervor, dass letztere nicht so einfach reducirt wurde, sondern dass ihr Weg zu einem allmählichen Aufgehen in die Zunge leitet, wie sie ja überall, wo sie vorkommt, kein selbständiges Gebilde, sondern einen Theil der Zunge selbst vorstellt. Bringen wir mit diesem Verhältnisse noch die Gestalt des Organes, seine Ähnlichkeit mit niederen Zungenbildungen in Zusammenhang, so steht man der Vorstellung nicht fern, *dass in der Unterzunge der Prosimier eine primitivere Zunge sich erhalten habe, die durch einen hornigen Überzug und durch relativ geringere Beweglichkeit ausgezeichnet war.* Sie erscheint so als Vorläufer des muskulösen Theiles der Zunge, wenn wir Zunge und Unterzunge zusammen als ein einheitliches Organ betrachten. Von der Wurzel der primitiven Zunge und unter Verwendung der ihr zukommenden Muskeln, bildete sich dann allmählich die Säugethierzunge zu dem muskulösen Organ aus, dessen Beweglichkeit es funktionell bedeutend über die primitive hornige Zunge erheben musste.

Diese Auffassung ist noch näher zu begründen, einmal durch den niederen Zustand der Unterzunge und zweitens dadurch, dass die Säugethierzunge ihre charakteristischen Verhältnisse erst innerhalb

dieser Klasse gewonnen hat. Dass in der Unterzunge ein niederer Zustand einer Zunge ausgesprochen ist, hat bereits TIEDEMANN wahrgenommen, der das Organ mit einer Vogelzunge verglich. Wenn wir nun auch diese Ähnlichkeit zugestehen müssen, so darf uns die Vogelzunge nur in sehr bedingter Weise als Vergleichsobjekt dienen, da wir für die Säugethiere eben nicht so geradezu an die Vögel anknüpfen dürfen. Aber in sehr bedingter Weise kann dies wohl geschehen, dann nämlich, wenn es sich um ein Organ handelt, welches aus einem noch niedereren Zustande mit herüber genommen wurde. Das könnte man von der Zunge gelten lassen, die in der Mehrzahl der Vögel bezüglich der ihr eigenen Muskulatur eine tiefere Stufe einnimmt, als jene ist, auf der wir die Zunge bei den meisten Reptilien antreffen. Wo uns die Muskulatur der Zunge genauer bekannt ist, finden wir den Musc. hyoglossus eine hervorragende Rolle spielen und der Genioglossus erstreckt sich, wo er vorkommt, mehr zu den hinteren Partien der Zunge. Bei den Krokodilen wird fast die gesammte Zunge durch die in Bündel aufgelösten und in der Medianlinie sich durchkreuzenden Mm. hyoglossi dargestellt. Die Genioglossi fassen dabei die letzteren zwischen sich und begeben sich hinten in die Seitentheile der Zunge[1]. An solchen Einrichtungen bietet sich nichts dar, was an die Säugethierzunge direkt sich anschlösse[2]. Aber selbst in der untersten Abtheilung der Säugethiere, den Monotremen, ist das Organ noch sehr weit von dem Zustande entfernt, den es bei den übrigen einnimmt. Zudem sind die Verschiedenheiten, welche die beiden bekannten Monotremen-Genera bezüglich ihrer Zunge darbieten, die denkbar größten. Bei Echidna ist die Zunge bekanntlich zu einem bedeutend protraktilen Organ modificirt, welches nach Art der Zunge von Myrmecophaga gebaut ist[3], während Ornithorhynchus eine anders gebaute Zunge besitzt, die zudem in verschiedene Theile zu sondern ist. Während man bei Echidna von einer Unterzunge keine Spur beobachtet, könnte man

[1] G. L. DUVERNOY, de la Langue, considérée comme organe de prehension des alimens. Mém. de la soc. d'hist. nat. de Strassbourg. T. I. 1830. Sur quelques particularités des organes de la deglutition de la classe des oiseaux et des reptiles. ibid. T. II. 1835.

[2] Wenn man sich mit ganz oberflächlichen Vergleichungen bescheiden wollte, so könnte man die Amphibien herbeiziehen. In der Zunge des Frosches durchflicht sich der M. hyoglossus mit dem M. genioglossus. Ich habe gute Gründe hier nicht den Ausgangspunkt für die Zunge der Säugethiere zu suchen.

[3] DUVERNOY, l. c.

bei Ornithorhynchus von einer solchen sprechen. Meckel[1] und nach ihm auch Owen[2] beschreiben die Zunge aus zwei Abschnitten bestehend, die durch einen tiefen Querschnitt geschieden sind. Da der hintere, massivere Abschnitt über jenen Einschnitt hinweg gelagert, daselbst eine Strecke des vorderen flachen Theiles der Zunge überlagert und bedeckt, könnte man letzteren für eine Unterzunge ansehen, welche von der muskulösen Zunge noch nicht so vollkommen überlagert wird. Man vergleiche die Abbildung Meckel's, die auch Owen reproducirt. Ich muss gestehen, dass ich eine solche Vorstellung von der Ornithorhynchus-Zunge lange besaß. Die eigene Prüfung erhebt mir Bedenken dagegen. Der nach Meckel vordere Abschnitt der Zunge repräsentirt einen abgeplatteten und wenig muskulösen Theil, dessen Unterfläche weiche Schleimhaut überkleidet. Äußerlich besteht kein an die Lemuren sich anschließender Befund. Der hintere Theil der Zunge, welchen Stannius dem höheren Abschnitte der Wiederkäuer-Zunge vergleicht, stellt nur einen muskulöseren Theil der Zunge vor, welcher somit eine zweifellose Unterzunge abgeht. Stellt dieses Gebilde sich von der Echidna-Zunge total verschieden dar, so lässt sich doch in der Muskulatur einiges Gemeinsame erkennen. Vor Allem ist es die Beschränkung des M. genioglossus, der wir auch hier begegnen. In Bezug auf diesen Muskel waltet überhaupt im Bereiche der niederen Säugethiere ein recht mannigfaltiges Verhalten, welches auch die übrige Muskulatur beeinflusst, wie sich schon aus den spärlichen bis jetzt bekannten Untersuchungen wahrnehmen lässt. Für die vergleichende Anatomie ist hier noch eine wichtige Aufgabe zu lösen. Bis dieses erfolgt sein wird, hat meine bezüglich der Unterzunge ausgesprochene Auffassung nur den Werth einer Hypothese. Dieser gegenüber kann das Fehlen einer Unterzunge bei den Monotremen als eine negative Instanz gelten, freilich nur dann, wenn man Ornithorhynchus und Echidna als Stammformen ansieht, von denen didelphe und monodelphe Säuger sich ableiten. Eine solche Genealogie wird jedoch rationeller Weise nicht gestattet sein. Vielmehr hat man in jenen beiden Monotremen nur Repräsentanten einer viel größeren Abtheilung zu sehen, die in der Mehrzahl ihrer Formen uns nicht mehr erhalten ist. Schon die Divergenz der Charaktere jener beiden Genera lässt jene Annahme als ein *nothwendiges* Postulat erschei-

[1] Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lips. 1836.

[2] Cyclopaedia by Todd. Vol. III. pag. 387.

nen. Dann aber liefert das Verhalten der Zunge jener beiden noch lebenden Repräsentanten keinen Grund gegen jene Hypothese, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass im Bereiche der Monotremen jenes in der Unterzunge rudimentär vorliegende Organ bestanden haben mag.

Schließlich habe ich noch einen Punkt zu berühren, der gleichfalls meiner Hypothese eingewendet werden könnte. Das ist die Art der Umbildung der Zunge. Wir kennen Umgestaltungen von unzähligen Organen, wobei als Regel erscheint, dass das frühere Organ in das spätere aufgenommen wird, in das es derart übergeht, dass es nicht mehr neben ihm erscheint. Bei der Unterzunge besteht nun zwar gleichfalls eine solche Aufnahme in die Zunge, wenn wir die von den Prosimiern zu den Primaten laufende Reihe betrachten. Aber bei den Prosimiern selbst ist das alte Organ noch zum großen Theil neben dem neuen vorhanden, es ist noch nicht in es aufgegangen, ist nicht mit zur Zunge verwendet worden. Somit besteht hier eine Ausnahme von der Regel, welche eine Erklärung erheischt. Ich denke eine solche lässt sich in der Beschaffenheit der Unterzunge der Prosimier finden. Es liegt hier, besonders bei Stenops deutlich, ein Organ mit stark verhornter Epithelbekleidung vor. In dieser Verhornung kann vielleicht ein Umstand gesehen werden, welcher die Ausbildung der Muskulatur in der ganzen Länge des Organes beeinträchtigt, derart dass die muskulöse Zunge vom oberen, hinteren Theile der primären Zunge her entstand, wie ja auch erst nach Schwund der Hornschichten bei den Beutelthieren das Organ in seiner ganzen Länge der muskulösen Zunge angeschlossen wird. Doch darüber wird die Ontogenie der Prosimier zu entscheiden haben.

Diese Andeutungen bezüglich der Phylogenie der Säugethierzunge möchte ich nur als Blicke auf neue, im Einzelnen hier nicht zu präcisirende Aufgaben gelten lassen, auf Aufgaben, die jedoch eine volle Berechtigung besitzen. Was ich dagegen auf den vorliegenden Blättern dargelegt zu haben glaube und was der Zweck dieser Mittheilung ist, das ist erstlich die schärfere Sonderung der bisher als »Unterzunge« zusammengefassten Gebilde, von denen nur eines zur Zunge selbst gehört. Durch den Ausschluss der Zunge fremder Theile, wie sie in der Plica sublingualis bestehen, ward zweitens die Verbreitung der eigentlichen Unterzunge festgestellt und ihre charakteristischen Eigenthümlichkeiten bei den Halbaffen sowohl wie bei den Beutelthieren dargelegt, ihr Rudiment endlich unter den Primaten beim Schimpanse und beim Menschen nachgewiesen, bei welch

letzterem es als Plica fimbriata zwar längst bekannt aber nicht verstanden war. Manche den Bau der Unterzunge betreffende Verhältnisse sind nur kurz, andere gar nicht berührt worden. Sie lassen sich nicht ausführlich behandeln ohne auf einige auch bei einigen anderen Säugethieren bestehende Einrichtungen einzugehen, was späteren Mittheilungen vorbehalten bleiben soll.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, bei denen der Maßstab der Vergrößerung nicht angegeben ist, sind in natürlicher Größe dargestellt. Sämmtliche, mit Ausnahme von Fig. 12, stellen die Zungen von der Unterfläche dar.

m. Plica mediana,
f. seitlicher Rand der Unterzunge Plica fimbriata der Primaten,
sl. Sublingualfalte,
ggl. M. genioglossus.

Tafel XXI.

Fig. 1. Zunge eines Mannes von circa 40 Jahren.
Fig. 2. Zunge eines Mannes von circa 50 Jahren.
gl. Unterzungendrüsen.
Fig. 3. Zunge eines Mannes von circa 35 Jahren.
Fig. 4. Drei Wochen altes Kind. Zunge sehr stark zusammengezogen.
Fig. 5. Neugebornes Kind.
Fig. 6. Neugebornes Kind.
Fig. 7. Junger Troglodytes niger. Zunge sehr stark zusammengezogen.
Fig. 8. Älterer Troglodytes niger.
Fig. 9. ditto.

Tafel XXII.

Fig. 10. Lemur mongoz. Sublingualfalte zurückgeschlagen.
Fig. 11. Stenops gracilis. Sublingualfalte zurückgeschlagen.
Fig. 12. Stenops gracilis. Ansicht von der rechten Seite.
Fig. 13. Lemur spec.?
Fig. 14. Chiromys madagascarensis.
Fig. 15. Tarsius spectrum.
Fig. 16. Didelphys virginiana.
Fig. 17. Dasyurus hallucatus.
Fig. 18. Perameles Gunnii.
Fig. 19. Dendrolagus incestus.
Fig. 20. Halmaturus Benetti.

Fig 2

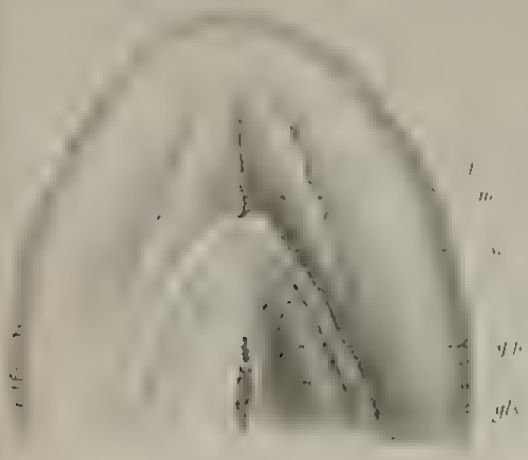


Fig 1

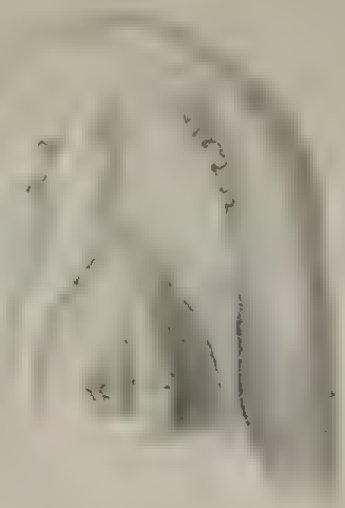


Fig 4

Fig 3

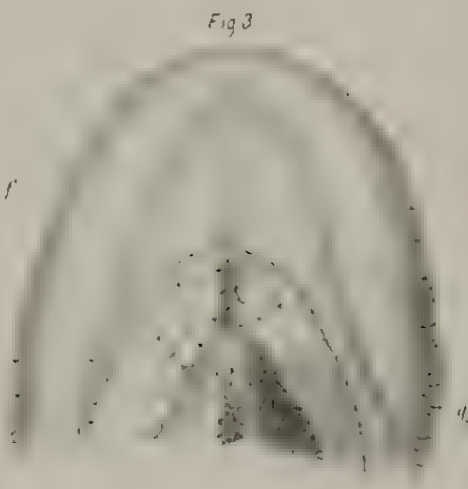


Fig 6

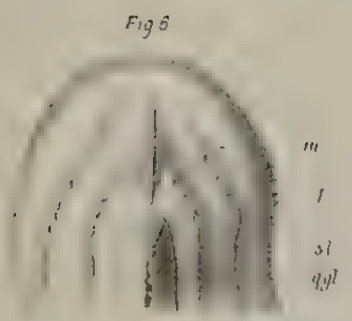


Fig 5

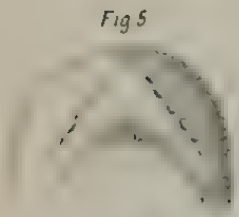


Fig 8

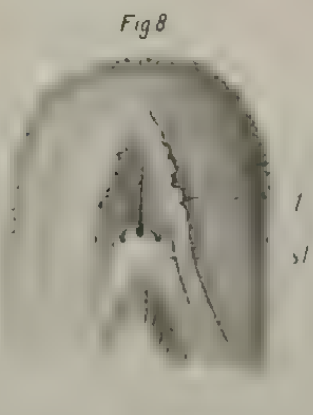
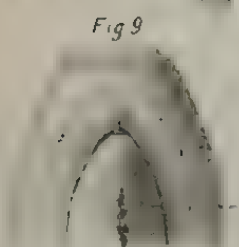


Fig 9

Fig 9



Gegenbaur del. Wilh. Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig 10

Fig. 11.

Fig 15

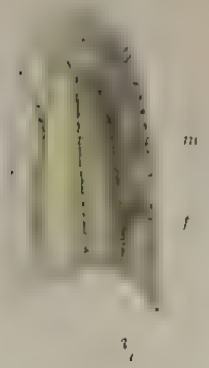


Fig 12

Fig 16

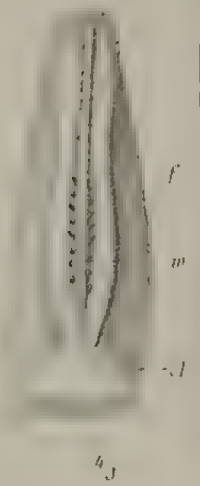


Fig 18

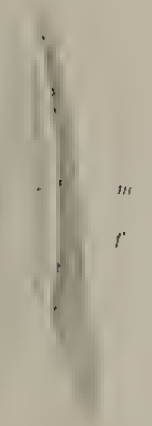


Fig 13

Fig 14.

Fig 19

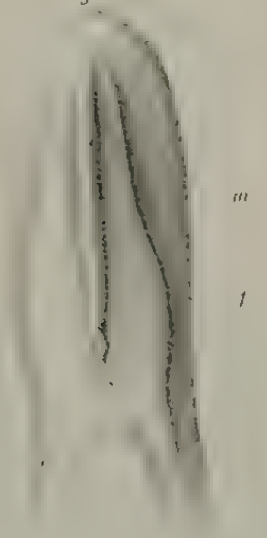
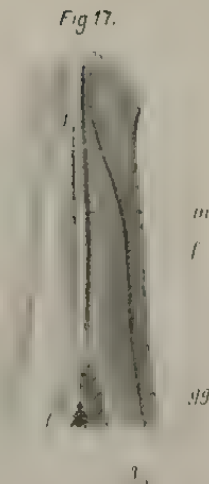


Fig 20

Fig 17.



Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische.

Von

M. Sagemehl.

II. Einige Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische.

Mit Tafel XXIII.

Bei Gelegenheit der Untersuchung einer größeren Zahl von Teleostiern auf den Bau des Cranium, wurde ich ganz von selbst darauf geführt den Gehirnhäuten, die in manchen Fällen selbständig ossificiren und auf diese Weise zum Aufbau des Schädels beitragen können, eine größere Aufmerksamkeit zuzuwenden, als es bis jetzt geschehen war. Es gelang mir dabei manche Organisationsverhältnisse aufzufinden, deren Bedeutung sich über die Klasse der Fische hinaus erstreckte und die einige Aufklärung über den Bau der Hirnhäute bei den am höchsten entwickelten Vertebraten gaben.

In den nachfolgenden Seiten sollen die Anschauungen, zu denen ich gelangt bin, kurz referirt werden, wobei ich von vorn herein aufmerksam machen will, dass eine vollständige, erschöpfende Beschreibung der Gehirnhäute der Fische nicht in dem Plan dieser Arbeit liegt. Was ich bezwecke, ist nur einige allgemeine Gesichtspunkte, unter welche die Gehirnhäute der Vertebraten fallen, zu entwickeln und dieselben durch Thatsachen zu stützen.

Bevor wir an eine Beschreibung der Gehirnhäute bei Fischen schreiten, soll eine kurze Schilderung der Entwicklung derselben bei höheren Vertebraten vorausgeschickt, und sollen an der Hand derselben die Principien, nach denen die verschiedenen Häute des Gehirns anatomisch unterschieden werden müssen, näher betrachtet werden.

Nach den Angaben von Kölliker[1], dem wir die vollständigsten hierauf bezüglichen Angaben verdanken, trifft man bei Vögeln und Säugethieren in frühen Stadien der Entwicklung, zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den dieselben umgebenden häutigen oder zum Theil schon knorpeligen Theilen des Schädels eine gleichmäßige Lage von dem bekannten embryonalen Bindegewebe an. Verhältnismäßig spät lassen sich in diesem Bindegewebe zwei Schichten unterscheiden, die durch einen Spaltraum von einander getrennt werden. Die äußere mehr faserige Schicht, die sich den Skelettheilen des Cranium direkt anschließt, wird später zur Dura mater: die innere, mehr lockere, stark vascularisirte, an das Gehirn resp. das Rückenmark sich anschließende Schicht, ist die gemeinsame Anlage der Pia und Arachnoides, während der erwähnte Spaltraum als Subduralraum aufzufassen ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach entsteht der Subduralraum, an dessen erstes Auftreten die Unterscheidung der beiden primären embryonalen Hirnhäute geknüpft ist, durch Zusammenfließen von mit einander anastomosirenden Lückenräumen, die frühzeitig in dem indifferenten Bildungsgewebe zwischen dem Centralnervensystem und den dasselbe umschließenden Skelettheilen auftreten, und die wohl als erweiterte Lymphräume zu betrachten sind. So giebt es wenigstens Löwe[2] an, nach welchem

---

[1] A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage 1879. pag. 570 u. ff.

[2] L. Löwe, Zur Kenntnis des Bindegewebes Th. III. Das interparenchymatöse Bindegewebe und die Gewebslacunen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte von His u. Braune 1878. pag. 143—146. Der Raum, den Löwe als den primären cerebrospinalen Raum bezeichnet, und der nur vorübergehend in frühen Stadien der Entwicklung zwischen dem Gewebe des Centralnervensystems und den umgebenden Geweben des Mesoderm als Lücke angetroffen wird, ist mir aus eigener Anschauung sehr wohl bekannt, doch habe ich triftige Gründe ihn für ein Kunstprodukt anzusehen. Er wird nur in den Stadien beobachtet, in welchen das Mesodermgewebe, welches das Medullarrohr umgiebt, schon den Charakter von embryonalem Bindegewebe angenommen hat, in welchen aber eine innigere Verbindung dieses Gewebes mit dem Gewebe des Medullarrohrs durch Gefäße noch gar nicht, oder doch nur in sehr beschränktem Maße besteht. Es sind also alle Bedingungen zur Bildung eines Spaltraumes durch Kontraktion des Bindegewebes in Folge der Anwendung von Reagentien gegeben, und das ist auch die einfachste Erklärung für den Löwe'schen »primären cerebrospinalen Raum«, dem in der Reihe der niederen Wirbelthiere nichts an die Seite zu stellen wäre, und welcher, da er eine Discontinuität zwischen dem Nervengewebe und dem dasselbe umgebenden vascularisirten Gewebe, von welchem aus das erstere ernährt wird, vorstellt, auch in physiologischer Beziehung ein Unding ist.

beim Kaninchenembryo die erste Spur des späteren Subduralraumes als ein System von Lücken auftritt. Lange Zeit bewahrt der Subduralraum diesen Charakter und wird noch bei Embryonen von 2 cm Länge von zahlreichen Bindegewebsbälkchen und -Brücken durchsetzt.

Beim Menschen ist der Subduralraum nach KÖLLIKER erst vom dritten Monat an deutlich. Viel später erst erfolgt die Bildung der Subarachnoidealräume und eine dadurch gegebene Trennung der Pia von der Arachnoides.

Wie bei der ersten Ausbildung des Subduralraumes, so tritt auch bei der Bildung des Subarachnoidealraumes, ein kommunicirendes System von Spalträumen auf, die jedoch — und das ist der wesentliche Unterschied vom Subduralraum — niemals ganz vollständig zusammenfließen, sondern durch ein zwischen der Arachnoides und der Pia ausgespanntes System von gefäßführenden Bindegewebsbrücken und -Bälkchen stets geschieden sind. Der Umstand, dass bei erwachsenen Säugethieren die durch Maschen von einander unvollkommen geschiedenen Subarachnoideallücken von einem flachen, durch die Versilberungsmethode darstellbaren, Epithel ausgekleidet werden und mit benachbarten Lymphräumen in Kommunikation stehen[1], macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Ausbildung des Subarachnoidealraumes ebenfalls durch partielles Zusammenfließen von erweiterten Lymphräumen bewirkt wird.

Beim Menschen ist die anatomische Unterscheidung von Pia und und Arachnoides, wie KÖLLIKER angiebt, erst in den letzten Monaten des intrauterinen Lebens möglich, also viel später als diejenige des Subduralraumes. Nach dem eben Angeführten besitzen beide pericerebralen Spalträume dieselbe Entstehung aus zusammenfließenden Lymphräumen, doch ist der ontogenetisch früher sich bildende Subduralraum höher differenzirt, als der Subarachnoidealraum, da die ihn konstituirenden Lymphräume fast vollständig mit einander zusammengeflossen sind und er daher überall von nahezu glatten Wänden begrenzt wird. Der von zahlreichen Bindegewebszügen, — den letzten Resten der Scheidewände zwischen den ursprünglichen Lymphräumen —, durchzogene Subarachnoidealraum bewahrt auch bei erwachsenen Thieren ein Verhalten, welches der Subduralraum vorübergehend durchmacht und charakterisirt sich schon dadurch als

[1] G. SCHWALBE, Der Subarachnoidealraum, ein Lymphraum. Medicin. Centralblatt 1869.

der später entstandene und daher auch weniger differenzirte der beiden pericerebralen Lymphräume.

Es ist nach dem eben Gesagten ganz zweifellos, dass die Hirnhäute durch Differenzirung aus einer indifferenten zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den dieselben umgebenden Skelettheilen gelegenen Bindegewebsschicht hervorgehen und dass die anatomische Unterscheidung von Hirnhäuten erst durch das Auftreten der dieselben von einander trennenden Spalträume möglich gemacht wird. Entsprechend den beiden bei höheren Wirbelthieren auftretenden Spalträumen, unterscheiden wir bei denselben auch folgerichtig drei von einander getrennte Hirnhäute.

Es fragt sich nun, wie sich in dieser Hinsicht die uns interessirenden Fische verhalten.

An frischen Objekten ist eine Entscheidung dieser Frage wegen der halbflüssigen Beschaffenheit des voluminösen zwischen Cranium und Gehirn liegenden Gewebes nicht ausführbar, und muss man daher die Zuflucht zu Objekten nehmen, die in Alkohol in toto allmählich gehärtet worden sind. Am besten ist es größere Köpfe von Fischen, die so behandelt worden sind, vorsichtig der Länge nach mit einer feinen Säge zu zerlegen und dann die Untersuchung der Gehirnhäute vorzunehmen. Bei einiger Vorsicht bleibt das Gehirn und die dasselbe umgebenden Gehirnhäute vollständig in situ.

An solchen Objekten kann man sich mit der größten Leichtigkeit überzeugen, dass bei Fischen ein einziger Spaltraum in dem zwischen Gehirn und Cranium liegenden Gewebe existirt, und dass wir bei denselben folgerichtig nur zwei Gehirnhäute unterscheiden dürfen.

Dieser Spaltraum trennt eine dünne, das Gehirn umkleidende Membran, die wir als die Gefäßhaut desselben bezeichnen wollen, von einer äußeren Gewebeschicht, die an einzelnen Stellen mächtig entwickelt ist und bald aus einer fettgewebeartigen Masse besteht, bald von einem Gewebe gebildet wird, das zur Kategorie des Schleimgewebes zu rechnen ist.

Die Gefäßhaut des Gehirns überzieht das letztere und ist überall innig mit demselben verbunden. Nur an den Stellen, wo tiefe Einschnitte zwischen den einzelnen Hirnlappen sind, theilt sich dieselbe in zwei Lamellen; die tiefere Lamelle dringt in den Spalt hinein, während die oberflächliche sich über denselben hinüberspannt. Man

sieht dieses Verhalten besonders deutlich in dem Einschnitt zwischen Cerebellum und Mittelhirn. Der zwischen den beiden Lamellen entstehende schmale Raum ist allseitig abgeschlossen und kommunicirt nicht mit dem pericerebralen Lymphraume. Nur die beiden Vorderhirnlappen werden von ihr scheinbar wie von einem losen Sack umgeben: doch nur scheinbar, da RABL-RÜCKHARD[1] in seiner neuesten Publikation den Nachweis geführt hat, dass diese anscheinende Hirnhaut aus der membranös gewordenen Decke des Vorderhirns und der Gefäßhaut zusammengesetzt ist.

Wenn man ein Stückchen dieser Gehirnhaut abzieht und, nachdem es gefärbt und aufgehellt ist, untersucht, überzeugt man sich, dass man an ihr zwei Schichten unterscheiden kann. Die äußere Schicht wird aus zarten sich mannigfaltig durchkreuzenden Bindegewebsfasern gebildet, und enthält zahlreiche rundliche, glänzende Kerne. Die innere Schicht besteht aus einer kontinuirlichen Lage von großen Zellen mit trübem Protoplasma und großen Kernen. Diese Lage, die anscheinend nicht an allen Stellen anzutreffen ist, kann eben so gut wie zur Gefäßhaut auch schon zum Gehirn selbst gerechnet werden; wie überhaupt die Grenze zwischen diesen beiden keine ganz scharfe ist.

Zwischen der äußeren und inneren Schicht der Gefäßhaut des Gehirns, zum Theil auch vollständig in der ersteren eingeschlossen, verlaufen zahlreiche Blutgefäße, die auf der Oberfläche des Gehirns ein dichtes Netzwerk bilden. Von diesen Gefäßnetzen steigen Zweige in die Substanz des Gehirns selbst hinein und gestalten auf diese Weise die Verbindung zwischen dieser Hirnhaut und dem Gehirn zu einer sehr innigen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Gefäßhaut auch Lymphgefäße besitzt, die ja überall vorkommen, wo viele Blutgefäße verlaufen, doch bin ich nicht ganz sicher, ob gewisse von mir beobachtete Gefäßstämmchen, die keine Blutgefäße zu sein schienen, hierher zu rechnen sind. Nerven habe ich in dieser Gefäßhaut nicht entdecken können: womit natürlich deren Abwesenheit nicht ausgesprochen werden soll.

Nach außen wird die eben beschriebene Gefäßhaut des Gehirns von dem bei Fischen einzigen pericerebralen Lymphraume umgeben (Fig. 2). Es ist das ein spaltförmiger Raum, der das Gehirn allseitig

[1] RABL-RÜCKHARD, Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883. pag. 279—322.

umgiebt und nur an wenigen Stellen, an den Ursprungsstellen der Nerven, an den Stellen, wo Gefäße vom und zum Gehirn treten, und an der Hypophysis und der Epiphysis unterbrochen ist. Sonst sind seine beiden Flächen fast glatt; von Bindegewebsbälkchen und -Zügen, die von einer Fläche zur anderen ziehen, sind nur Spuren zu bemerken.

Die beiden einander zugewandten Seiten dieses Lymphraumes werden von einem flachen Epithel bedeckt, welches durch die Versilberungsmethode darstellbar ist. Die Auskleidung des Spaltraumes mit diesem so charakteristischen Epithel beweist auf das bestimmteste, dass wir es hier mit einem Lymphraume zu thun haben.

Bei Cyprinoiden lässt es sich außerdem ohne Schwierigkeiten nachweisen, dass derselbe mit unzweifelhaften Lymphräumen in direkter Kommunikation steht, nämlich mit den Sacci paravertebrales. Diese Sacci paravertebrales sind bekanntlich Lymphräume, die lateral von den ersten Wirbeln gelegen sind und die den Weber'schen Gehörknöchelapparat enthalten. Die Kommunikation findet statt durch die beiden großen, seitlich von dem Foramen occipitale magnum gelegenen Öffnungen in den Occipitalia lateralia, die für das Cranium der Cyprinoiden so charakteristisch sind, und zwar dicht über dem Occipitalnerven (Hypoglossus), welcher an der unteren Peripherie dieser Öffnung aus der Schädelhöhle heraustritt [1].

Wie ich schon erwähnt habe, wird dieser pericerebrale Lymphraum an verschiedenen Stellen unterbrochen. Die schon erwähnten Durchbrechungen desselben durch die vom Gehirn entspringenden Nerven sollen nicht weiter beschrieben werden, dagegen halte ich es nicht für überflüssig auf einige andere Stellen aufmerksam zu machen, an welchen er unterbrochen wird.

Es findet das in bedeutenderem Maße namentlich an einer Stelle der Gehirnoberfläche statt, nämlich dort, wo die sog. Valvula cerebelli sich unter das Tectum opticum schiebt und weiter nach vorn, längs der dorsalen Mittellinie des Mittelhirns. An dieser Stelle treten starke Gefäße von oben her zum Gehirn (Fig. 2). Eine weitere Durchbrechung findet durch die Epiphyse statt, deren letzter Rest in einem losen, von der Gefäßhaut des Gehirns gebildeten Sacke sich in der Substanz der äußeren Gehirnhaut nach vorn und oben erstreckt und an der unteren Fläche der Schädeldecke befestigt.

[1] Es ist in Folge dieses Umstandes bei Cyprinoiden sehr leicht Farbstoffe vom Saccus paravertebralis aus in den Subduralraum zu injiciren. Große Resultate habe ich mit dieser Methode nicht erzielen können, und nur solche Verhältnisse gesehen, die auch ohne Injektion leicht zu konstatiren waren.

Wir schreiten nunmehr zur Untersuchung der bei den meisten Fischen sehr mächtig entwickelten äußeren Hirnhaut. Dieselbe stellt eine voluminöse Gewebsmasse vor, die den Raum zwischen dem von der Gefäßhaut umgebenen Gehirn und dem Cranium vollständig ausfüllt (Fig. 1 und 2).

Dem entsprechend ist sie oben und lateral, also an den Stellen, wo das Gehirn von der Schädelwand weit absteht, sehr voluminös entwickelt, während sie an der Basis, wo das Gehirn dem Schädel aufliegt, verhältnismäßig dünn erscheint. Ihre äußere Fläche würde, wenn man die Knochen des Cranium mit vollständiger Schonung dieser Gehirnhaut entfernen könnte einen genauen Abguss der Schädelhöhle vorstellen, der nur dort, wo die Labyrinthe liegen, eingebuchtet erscheinen würde. Die innere Fläche derselben schließt sich wiederum dem Gehirn eng an und giebt, indem sie sich auch zwischen die Hirnlappen einsenkt, einen ziemlich genauen Abguss des Gehirns wieder (Fig. 1).

Die meisten Hirnnerven verlaufen eine kleine Strecke weit in diesem Gewebe und auch die Wurzelganglien des Trigeminus liegen in demselben eingeschlossen.

An der frisch eröffneten Schädelhöhle von Barbus, an welchem ich die meisten Untersuchungen ausführte, überzeugt man sich, dass die Hauptmasse dieser Hirnhaut aus großen runden, mit dem bloßen Auge sehr deutlich sichtbaren Fettzellen besteht, zwischen welchen sehr zahlreiche, zum Theil von großen Pigmentzellen begleitete Gefäße verlaufen. Auch Nerven enthält sie in nicht geringer Zahl.

Jede einzelne Fettzelle besitzt eine außerordentlich zarte Wandung, die sehr leicht platzt, so dass der bei gewöhnlicher Temperatur flüssige Inhalt der Zellen zu großen Tropfen zusammenfließt. Auch die Zwischensubstanz, welche die einzelnen Zellen zusammenhält, ist sehr weich und zerfließlich. Wenn man ein kleines Stückchen dieses Gewebes unter Wasser hin und her bewegt, so löst sich die Zwischensubstanz und fallen die Fettzellen aus einander. In frischem Zustande ist unter diesen Umständen eine Untersuchung des Gewebes nicht ausführbar. Das Einzige, was man noch konstatiren kann, ist, dass die Zwischensubstanz, welche die Zellen zusammenhält, homogen und etwas körnig ist, auch einzelne Kerne enthält, aber jede Spur von Bindegewebsfasern vermissen lässt.

An gehärteten, gefärbten und entfetteten[1] Stücken dieses Ge-

[1] Das beste Resultat erzielte ich durch Härtung in Chromsäure oder Al-

webes überzeugt man sich leicht, dass die Fetttropfen von dünnen homogenen Membranen eingeschlossen sind, welche große, wandständige Kerne erkennen lassen (Fig. 4), die von einem kleinen Hof von leicht granulirtem Protoplasma umgeben sind.

Es sind also Zellen, die vollständig den bekannten Fettzellen der höheren Wirbelthiere gleichen. Die Zwischensubstanz erweist sich auch nach Anwendung von Reagentien als vollständig homogen und lässt nur einzelne Kerne erkennen, die namentlich in den Winkeln, wo mehrere Fettzellen zusammenkommen, liegen.

Wenn wir einen Versuch machen dieses eigenthümliche Gewebe in eine der bekannten von den Histiologen unterschiedenen Kategorien zu stellen, so ist es höchst wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem Schleimgewebe zu thun haben, dessen Zellen zum größten Theil mit Fett erfüllt sind, während ein kleiner Rest derselben mit der Intercellularsubstanz die zerfließliche Bindemasse zwischen den Fettzellen abgiebt. Es ist somit ein Gewebe, welches zum Schleimgewebe in demselben Verhältnis steht, wie das Fettgewebe der höheren Wirbelthiere zum gewöhnlichen Bindegewebe.

In dieser Masse von fettführendem Schleimgewebe verlaufen zahlreiche Gefäße und Nerven und zwar sind sie meistens zusammen associirt.

Gefäße und Nerven werden von Scheiden umgeben, die aus einem bindegewebigen Reticulum mit sehr zahlreichen eingelagerten Lymphzellen bestehen, also aus einem Gewebe, welches den Charakter des cytogenen (adenoiden) Bindegewebes trägt. An den Theilungsstellen der Gefäße ist dieses cytogene Bindegewebe stärker angehäuft, als im übrigen Verlauf der Gefäße und erinnert in gewissem Maße an die Malpighi'schen Körperchen der Milz, die ja auch nichts weiter sind, als größere Anhäufungen von cytogenem Bindegewebe in der Scheide der Gefäße. Diese eigenartige Infiltration des die Gefäße umgebenden Gewebes mit Lymphzellen, zusammengehalten mit dem Umstande, dass der Gefäßreichthum des intracraniellen Fettgewebes ein ganz ungewöhnlicher ist, lässt die Vermuthung aufkommen, dass wir es hier mit einem Gewebe zu thun haben, welches bei der Blut- resp. Lymphbereitung thätig ist, und die bei Fischen bekanntlich fehlenden Lymphdrüsen in physiologischer Beziehung zum Theil ersetzt. Jedenfalls verdient dieser Punkt einmal genauer untersucht zu werden.

kohol, Färbung in toto mit Karmin und vorsichtiger Entfettung durch ganz allmählichen Zusatz von Nelkenöl zum Alkohol. Auf diese Weise wurde Schrumpfung des Gewebes vermieden.

Die arteriellen Gefäße des intracranialen Fettgewebes entstammen der Carotis: die Venen desselben sammeln sich zu einem gemeinsamen Stamm, welcher zusammen mit dem Nervus facialis, als Vena jugularis, aus der Schädelhöhle tritt. Die Nerven dieses Gewebes entstammen dem zweiten und dritten Trigeminusaste und dem Vagus. Hinsichtlich ihrer Stärke verhalten sie sich bei verschiedenen Fischen sehr verschieden[1].

Die beiden Grenzschichten dieses Fettgewebes zeichnen sich durch viel dichteres Gefüge vor der übrigen Masse desselben aus. Die äußere Grenzlamelle dieser äußeren Gehirnhaut liegt — mit Ausnahme der vom Labyrinth eingenommenen Nische — den Skelettheilen der Schädelhöhle, an denen sie fest haftet, überall an und muss als das innere Periost resp. Perichondrium derselben angesehen werden. Man kann sie wiederum in zwei histiologisch von einander unterschiedene Lagen trennen. Die innere Lage der äußeren Grenzlamelle des intracranialen Fettgewebes besteht aus sehr feinen Bindegewebsfibrillen, die unregelmäßig durch einander geflochten sind, und enthält zahlreiche Gefäße. Nach innen steht sie mit dem Fettgewebe in kontinuirlichem Zusammenhang. Die äußere Lage der äußeren Grenzlamelle muss als die Osteoblastenschicht der Schädelknochen angesehen werden. Sie wird von großen, flachen, unregelmäßig konturirten, mosaikartig angeordneten Zellen gebildet, die ohne Zwischensubstanz an einander grenzen (Fig. 3). Das Protoplasma dieser Zellen zeichnet sich durch eine sehr grobe Körnelung aus, durch welche die Kerne derselben verdeckt werden. Da diese Zellen, wie man sich bei Anwendung von schwachen Vergrößerungen überzeugen kann, eine intensive bräunliche Färbung besitzen, so wird man wohl kaum fehl gehen, wenn man diese charakteristische Körnelung des Protoplasma auf Pigmentmoleküle bezieht. Zwischen diesen Osteoblastenzellen liegen zahlreiche echte Pigmentzellen, die sich durch ihre intensive schwarzbraune Farbe und ihre Größe, welche diejenige der Osteoblasten um das vier- bis achtfache übertrifft, auszeichnen. Im Ganzen besitzt diese äußere Grenzschicht genau denselben histiologischen Bau, wie das Periost an der Außenfläche der Schädelknochen bei vielen Fischen.

Die innere Grenzlamelle der äußeren Hirnhaut grenzt an den schon beschriebenen pericerebralen Lymphraum und besteht nur aus etwas dichterem, durch verfilzte Fasern gebildetem Bindegewebe.

---

[1] Cf. Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849. pag. 47 und pag. 84.

Ihre dem Lymphraum zugewandte Fläche wird von einem durch die Versilberungsmethode darstellbaren Plattenepithel bedeckt.

So liegen die Verhältnisse der Hirnhäute bei Barbus so wie bei Perca, die ich vorzugsweise untersucht habe.

Die bedeutendsten Verschiedenheiten im Aufbau der Gehirnhäute der Fische werden durch den Umstand bedingt, dass das schon beschriebene Fettgewebe bei vielen Fischen durch eine andere Gewebsform repräsentirt wird, nämlich durch typisches Schleimgewebe, das von zahlreichen Wanderzellen durchsetzt ist. Statt eine Beschreibung desselben zu geben, die doch nichts Neues zu Tage fördern würde, verweise ich lieber auf die Fig. 5, welche diese Art des Gewebes aus der Schädelhöhle von Lota vulgaris wiedergiebt.

Wenn wir die Reihe der Fische durchmustern, so finden wir nach meinen Erfahrungen reines Schleimgewebe zum Aufbau der äußeren Hirnhaut verwendet bei allen Selachiern mit Einschluss der Holocephalen, bei den Knorpelganoiden, bei den Dipnoern und bei einigen Teleostierfamilien, die auf Grund der Verhältnisse ihres Cranium als sehr niedrig stehende Familien betrachtet werden müssen, z. B. bei den Siluroiden, bei den Gadiden, beim Hecht etc. Bei allen Knochenganoiden und bei der größten Mehrzahl der Knochenfische wird dieses Schleimgewebe durch Fettgewebe ersetzt. Da nun nach der Art der Verbreitung dieser beiden Gewebsformen in der Reihe der Fische kein Zweifel bestehen kann, dass die Formen, deren äußere Hirnhaut aus Schleimgewebe besteht, die primitiveren sind, von denen sich die anderen ableiten lassen, so wird der von mir durch die histiologische Untersuchung des intracranialen Fettgewebes der Cyprinoiden gewonnene Schluss, dass dieses Gewebe als ein höher differenzirtes Schleimgewebe aufzufassen sei, durch die Vergleichung mit niedriger organisirten Formen vollständig bestätigt[1].

Es kommen bei Fischen noch andere Modifikationen im Aufbau der Gehirnhäute vor, z. B. in der Familie der Mormyriden, deren voluminöses Gehirn die Schädelhöhle fast vollständig ausfüllt, eben so wie bei allen sehr jungen Teleostiern, und deren äußere Gehirnhaut in Folge dieses Umstandes zu einer dünnen Bindegewebslamelle

[1] Es ist bemerkenswerth, dass bei Fischen das orbitale Gewebe in seinem histiologischen Charakter mit dem interduralen Gewebe vollständig übereinstimmt. Wo das letztere als Fettgewebe auftritt, hat auch das orbitale Gewebe diesen Charakter, während es die Beschaffenheit von Schleimgewebe besitzt, wo das interdurale Gewebe aus letzterem besteht.

komprimirt erscheint. Näher auf diese Verhältnisse einzugehen, liegt außerhalb des Planes dieser Arbeit.

Das sind die thatsächlichen Verhältnisse der Gehirnhäute der Fische und es fragt sich nun, welche Deutung denselben gegeben werden muss.

Nach den früheren, ausführlichen Erörterungen hängt die Deutung der beiden bei Fischen unterscheidbaren Gehirnhäute vollständig von der Deutung ab, die wir dem einzigen bei denselben vorhandenen pericerebralen Lymphraume geben.

Nach meiner Ansicht entspricht dieser pericerebrale Lymphraum der Fische vollständig dem Subduralraume der höheren Wirbelthiere, und müssen wir daher folgerichtig die nach außen von demselben gelegene voluminöse Gewebsmasse für ein Homologon der Dura mater erklären, während die Gefäßhaut des Gehirnes den bei Fischen in Folge des Mangels eines Subarachnoidealraumes anatomisch nach nicht unterscheidbaren Pia und Arachnoides entspricht.

Es sind zwei Gründe, die mich zu dieser Deutung des pericerebralen Lymphraumes der Fische bestimmen: 1) derselbe besitzt die anatomischen Charaktere des Subduralraumes der höheren Vertebraten. Es ist bei Fischen ein von fast glatten Wänden begrenzter spaltförmiger Lymphraum, der nur an den Durchtrittsstellen der Gehirnnerven unterbrochen erscheint, und an den Stellen, wo große Gefäße von oder zum Gehirn ziehen. Mit dem von zahlreichen Bindegewebsbälkchen und -Zügen durchsetzten Subarachnoidealraume der höheren Vertebraten hat derselbe jedenfalls nicht die mindeste Ähnlichkeit. 2) Der Subduralraum des Menschen entsteht ontogenetisch bedeutend früher, als der Subarachnoidealraum. Es wäre nun im höchsten Grade unwahrscheinlich, wenn in der phylogenetischen Entwicklung dieser Lymphräume das Umgekehrte stattgefunden hätte; wenn die Fische einen Subarachnoidealraum besäßen, und zwar, da es ein von fast glatten Wänden begrenzter Raum ist, auf einer viel höheren Stufe der Differenzirung, als der Mensch, während ein Subduralraum ihnen vollständig abginge.

Statt weitere Argumente für die von mir vertretene Ansicht anzuführen, wollen wir die Thatsache, dass der pericerebrale Lymphraum der Fische dem Subduralraum der höheren Vertebraten entspricht, als feststehend annehmen und prüfen, wie sich unter dieser Voraussetzung die bei höheren Wirbelthieren bestehenden Verhält-

nisse der Hirnhäute von den bei Fischen beschriebenen ableiten lassen.

Der bedeutendste Unterschied zwischen den Hirnhäuten der Fische und denjenigen der höheren Wirbelthiere wird durch den Umstand bedingt, dass bei den letzteren das Gehirn die Schädelhöhle vollständig ausfüllt.

Wenn wir uns nun vorstellen, dass das Gehirn eines Fisches (als Beispiel sei der von mir genauer untersuchte Barbus vulgaris gewählt) an Volum so weit zunähme, als es nicht durch die starren Wandungen der Schädelkapsel gehindert ist, so würde nothwendigerweise die mächtige Gewebsmasse, welche die äußere Gehirnhaut bildet, einem allmählichen Druckschwunde unterliegen, bis schließlich die Grenzlamellen derselben, nachdem das ganze zwischen ihnen liegende Fettgewebe atrophirt ist, mit einander in Berührung kämen. Nur an den Stellen, wo die Gefäße des intracranialen Gewebes, namentlich die bei Fischen mächtig entwickelten Venen desselben, sich erhalten, wird eine anatomische Unterscheidung der beiden ursprünglichen Lamellen der äußeren Hirnhaut möglich sein, und wird man ein periostales, die Gefäßwand nach außen begrenzendes Blatt, von einem inneren, gegen den pericerebralen Raum gewendeten, unterscheiden können. Mit einem Worte, es wird ein Verhalten resultiren, wie es für die Dura mater der höheren Wirbelthiere, speciell des Menschen, charakteristisch ist. Dabei werden die Venen, wie Gegenbaur hervorgehoben hat[1], der Raumersparnis wegen sich vorwiegend an den oberflächlichen Grenzen der einzelnen Hirnabtheilungen erhalten, also an den Stellen, wo sonst zwischen den Gehirntheilen und der Schädelkapsel Lücken hätten entstehen müssen.

Auch die im intracranialen Fettgewebe sich verzweigenden Schädelhöhlenäste des Nervus trigeminus und vagus werden zwischen die beiden Grenzlamellen der äußeren Hirnhaut gelangen müssen und in der Substanz der letzteren verlaufen, also sich genau so verhalten, wie die in der Dura mater des Menschen verlaufenden, von Arnold entdeckten, Rami recurrentes trigemini und wie der schwache Ramus recurrens vagi, welche den Schädelhöhlenästen der Fische ganz zweifellos homolog sind. Dasselbe wird mit dem Ganglion trigemini geschehen, das ebenfalls zwischen das äußere und innere Durablatt gerathen wird, in das sog. Cavum Meckelii des Menschen.

---

[1] C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1883. pag. 713.

Der distale Theil der Epiphyse der Fische, welcher, wie ich oben beschrieben habe, im intercranialen Fettgewebe steckt, wird ebenfalls zwischen die beiden Blätter der äußeren Hirnhaut zu liegen kommen und mit der letzteren verwachsen sein. Beim Menschen ist dieses letztere nicht der Fall, eben so wenig, — so weit mir bekannt ist, — bei anderen Säugethieren. Dagegen ist die Verbindung des distalen Theils der Epiphyse mit der Dura mater in den Klassen der Amphibien, Reptilien und Vögel eine ganz gewöhnliche Erscheinung und gestattet den Schluss, dass sie ursprünglich auch bei Säugern bestanden hat und erst nachträglich aufgegeben worden ist. Vielleicht ist das ursächliche Moment für diese letztere Erscheinung in der mächtigen Entfaltung der Hemisphären und in der Ausbildung des Balkens in der Klasse der Säuger zu suchen, durch welche das Zwischen- und Mittelhirn überlagert und die an der Grenze zwischen diesen beiden Gehirnabtheilungen sitzende Epiphyse in Folge dessen von der Dura mater abgedrängt wird.

Wenn wir uns ferner vorstellen, dass die Vergrößerung des Gehirns von den Fischen an aufwärts, weniger durch gleichmäßige Volumzunahme desselben, als durch einseitiges stärkeres Wachsthum der einzelnen Hirnlappen bewirkt wird, — wie das ja auch in der That der Fall ist, — so müssen die stumpfen leistenartigen Fortsätze des intracranialen Fettgewebes der Fische, die bei denselben zwischen die einzelnen Lappen des Gehirns ein wenig eindringen, und an den Stellen häufig noch durch Gefäße angeheftet sind, zu Lamellen komprimirt werden, welche sich von der äußeren Gehirnhaut aus zwischen die Abtheilungen des Gehirns einsenken. Auch in diesem Punkte werden Verhältnisse resultiren, wie sie an der Dura mater der höheren Wirbelthiere bestehen.

Nach dem eben Erörterten kann, wie ich glaube, nicht der mindeste Zweifel mehr bestehen, dass die äußere, so voluminöse Gehirnhaut der Fische, der Dura mater der höheren Wirbelthiere homolog ist, und nicht, wie man bis jetzt ganz allgemein angenommen hat, der Arachnoides.

Die auf den ersten Blick so bedeutenden Differenzen in der Struktur der Dura mater der Fische und der höheren Vertebraten finden ihre vollständig genügende Erklärung in der verschiedenen Volumentfaltung des Gehirns, das bei den ersteren die Schädelhöhle vollständig ausfüllt, während dieses bei Fischen nicht der Fall ist. Die großen Verschiedenheiten, die in der Bildung der Dura beim

Menschen und bei den Fischen bestehen, verwischen sich fast vollständig, wenn wir statt der Dura mater des Gehirns diejenige des Rückenmarks in Betracht ziehen.

Bei Fischen habe ich am genauesten die Verhältnisse der Rückenmarkshäute an großen Exemplaren (circa $1^1/_2 - 2$ m) des Welses untersuchen können. Der knöcherne Wirbelkanal wird von einer sehr derben fibrösen Membran ausgekleidet, die das Periost desselben repräsentirt und die dem Knochen überall fest anhaftet. In dem von dieser Membran umschlossenen Kanale liegt locker ein zweites, von einer etwas dünneren, pigmentirten Membran gebildetes Rohr. Der Zwischenraum zwischen dem Periost des Wirbelkanals und diesem inneren membranösen Rohr wird von Gallertgewebe eingenommen, welches sich als direkte Fortsetzung des interduralen, beim Welse, wie schon erwähnt ist, gallertartigen Gewebes des Cavum cranii erweist. Im Rückenmarkkanal ist dieses interdurale Gewebe besonders an der oberen Peripherie desselben und an den Seiten stärker entwickelt, und enthält zahlreiche Gefäße.

Es kann nach dem eben Gesagten nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass das Gallertgewebe zusammen mit seinen beiden solidificirten Grenzlamellen, als Dura mater aufzufassen ist. Nach innen von der inneren Grenzlamelle dieser Dura liegt ein perimedullarer Lymphraum, der das ganze Rückenmark mit Ausnahme der Stellen, an welchen die Wurzeln der Spinalnerven durchtreten, umgiebt. In diesem Raume schließlich ist das von einer zarten Gefäßhaut umgebene Rückenmark eingeschlossen. Ganz ähnlich verhalten sich die Rückenmarkshäute bei Cyprinoiden, und wahrscheinlich auch bei allen anderen Fischen.

Die Dura mater des Rückenmarks besitzt somit bei Fischen genau denselben Bau, wie die entsprechende Haut des Gehirns, und, was sehr bemerkenswerth ist, auch denselben Bau wie die Dura mater des Rückenmarks bei den höheren Wirbelthieren mit Einschluss des Menschen.

Bei den letzteren besteht dieselbe bekanntlich ebenfalls aus zwei Blättern, deren äußeres das Periost des Wirbelkanals vorstellt, und zwischen welchen mächtige Venengeflechte, die in einem Fettgewebe eingebettet sind, liegen.

Die medullare Dura mater des Menschen und der höheren Wirbelthiere hat nach dem eben Erörterten Organisationsverhältnisse bewahrt, die bei niederen Wirbelthieren der Dura im Bereich des ganzen Cen-

tralnervensystems zukamen, und die gegenüber den beim Menschen an der cerebralen Dura zu beobachtenden Zuständen, als die indifferenteren zu gelten haben. Und zwar haben sich diese indifferenten Organisationsverhältnisse an der Dura mater des Rückenmarks beim Menschen erhalten können, weil an diesem Theil des Centralnervensystems das Moment, welches zur Umbildung der cerebralen Dura geführt hat — die Volumentfaltung des Gehirns —, nicht in gleicher Weise thätig war.

Nachdem nun der Nachweis erbracht ist, dass die äußere voluminöse Gehirnhaut der Fische die Dura mater derselben ist, und der unter derselben gelegene Lymphraum den Subduralraum vorstellt, folgt mit unabweisbarer Nothwendigkeit, dass die das Gehirn umkleidende einfache Gefäßhaut der Fische Elemente enthält, aus welchen sich bei höheren Wirbelthieren Pia und Arachnoides herausdifferenzirt haben. Sie darf daher auch nicht, wie es bis jetzt stets geschehen ist, als die Pia mater der Fische bezeichnet werden, und schlage ich vor, sie die primäre Gefäßhaut des Centralnervensystems zu nennen. Eine Differenzirung dieser primären Gefäßhaut in Pia und Arachnoides ist in der Reihe der Fische noch nicht eingetreten, wenngleich sich die ersten Anfänge schon beobachten lassen. Wie ich oben beschrieben habe, theilt sich die Pia an den Stellen, wo tiefe Einschnitte zwischen einzelnen Hirntheilen vorkommen, in zwei Lamellen, von denen nur die tiefere dem Gehirn fest anhaftet; die oberflächliche Lamelle spannt sich über den Einschnitt hinüber. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieses Verhalten bei höheren Wirbelthieren weiter fortgeschritten ist und zur Differenzirung der Pia und Arachnoides geführt hat.

Die Ursache für die Spaltung dieser primären Gefäßhaut in Pia und Arachnoides in der Reihe der höheren Wirbelthiere kann, wie ich glaube, in der weiteren Differenzirung des Gehirns, namentlich in der mächtigen Ausbildung der grauen Rindensubstanz, gesucht werden. Mit der Ausbildung dieser grauen Rindensubstanz geht eine außerordentliche Vascularisation der Pia mater Hand in Hand, und mit der stärkeren Entwicklung der Blutgefäße entwickeln sich auch die Lymphräume in entsprechender Weise; indem nun diese Lymphräume zum Theil konfluiren, entstehen die Subarachnoidealspalten, durch welche eine theilweise Trennung der primären Gefäßhaut in zwei Lamellen, die Arachnoides und die Pia, bewirkt wird[1].

[1] In Widerspruch mit der eben angeführten Anschauung steht der Um-

Dieselbe Erscheinung, die wir in der Lagebeziehung der Venensinus der Dura mater beobachten, tritt in gewissem Grade auch bei der Ausbildung der subarachnoidealen Lymphräume zu Tage. Auch hier sind es die Einschnitte zwischen den einzelnen Hirnlappen und die Furchen an den Hemisphären des Großhirns und am Cerebellum, so wie ganz besonders die Basis des Gehirns mit ihrem komplicirten Relief, wo sich die Subarachnoidealräume am mächtigsten entfalten, und wo die deutlichste Trennung der primären Gefäßhaut in Pia und Arachnoides beobachtet wird. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das Princip der möglichst großen Raumersparnis bei diesem Verhalten maßgebend ist.

Wie ich noch einmal hervorheben möchte, ist die Trennung von Pia und Arachnoides auch bei den höchstentwickelten Wirbelthieren bei Weitem keine vollständige. Derselbe Process, der zur Bildung des Subduralraumes geführt hat — das Zusammenfließen von erweiterten Lymphräumen —, ist bei höheren Wirbelthieren noch einmal wirksam und führt zur Bildung der Subarachnoidealräume, doch erreichen die letzteren niemals den Grad der selbständigen Differenzirung, wie der Subduralraum.

Um die Resultate kurz zusammenzufassen, so sind die Gehirnhäute als Produkte der Differenzirung einer ursprünglichen gleichartigen Bindegewebsschicht aufzufassen, die sich zwischen den Theilen des Centralnervensystems und den dieselben umgebenden Skelettheilen befand.

Die schärfere anatomische Unterscheidbarkeit der einzelnen Gehirn- und Rückenmarkshäute beruht auf dem Auftreten von pericerebralen resp. perimedullaren Lymphräumen, die aus der Vereinigung von erweiterten Lymphspalten hervorgegangen zu denken sind.

---

stand, dass die Subarachnoidealräume am Rückenmark des Menschen, das doch verhältnismäßig schwach vascularisirt ist, einen weit höheren Grad der Differenzirung erlangen, als an irgend einer Stelle des Gehirns. Doch scheint es mir nicht so ganz unmöglich zu sein, dass der sog. Subarachnoidealraum des Rückenmarks nur einen Theil des Subduralraumes vorstellt, und dass die von Key und Retzius beschriebenen Lymphspalten in der medullaren Pia, die mit den cerebralen Subarachnoidealräumen die größte Ähnlichkeit in ihrem Verhalten zu den Lymphscheiden der in das Nervengewebe eindringenden Gefäße besitzen (Pialtrichter), den cerebralen Subarachnoidealräumen entsprechen. Die äußere nicht vascularisirte Lamelle der medullaren Pia würde in diesem Falle der ebenfalls gefäßlosen cerebralen Arachnoides entsprechen. Jedenfalls verdienen diese Verhältnisse noch einer gründlichen Untersuchung unterzogen zu werden.

Der sowohl phylogenetisch, als auch in der Ontogenie der höheren Vertebraten zuerst auftretende Lymphraum ist der Subduralraum, welcher eine der Dura mater entsprechende Gewebsmasse von einer primären Gefäßhaut des Centralnervensystems trennt.

Die Dura mater des ganzen Centralnervensystems besteht bei niederen Wirbelthieren aus zwei Grenzlamellen, zwischen denen ein stark vascularisirtes Schleimgewebe, das häufig den Charakter von Fettgewebe annimmt, liegt; die äußere Grenzlamelle der Dura ist nichts Anderes als das Periost der das Centralnervensystem umschließenden Skelettheile, während die innere Grenzlamelle an den Subduralraum grenzt.

Dieser Zustand der Dura mater erhält sich bei höheren Vertebraten nur an dem medullaren Theil derselben. Am cerebralen Theil der Dura mater schwindet das zwischen den beiden Grenzlamellen derselben enthaltene lockere Gewebe und tritt schließlich eine Verwachsung der beiden Lamellen zu einer Membran ein, welche die äußere Gehirnhülle und das Periost der Schädelhöhle zu gleicher Zeit vorstellt. Das ursächliche Moment für dieses Verhalten der Dura mater bei den höheren Wirbelthieren ist in der Volumzunahme des Gehirns bei denselben, und in der schließlichen Ausfüllung der Schädelhöhle durch das letztere zu suchen.

In der primären Gefäßhaut des Centralnervensystems der Fische entwickeln sich bei höheren Wirbelthieren ebenfalls Lymphspalten, die theilweise konfluiren und zur Bildung der Subarachnoidealräume führen, durch deren Ausbildung eine Scheidung der primären Gefäßhaut der Fische in eine Pia und Arachnoides zwar eingeleitet, jedoch selbst bei den am höchsten differenzirten Repräsentanten der Wirbelthiere nicht vollständig durchgeführt wird. Das ursächliche Moment für die Entstehung der Subarachnoidealräume ist aller Wahrscheinlichkeit nach in der mächtigen Entfaltung der grauen Rindensubstanz des Gehirns und in der damit Hand in Hand gehenden Ausbildung der Blut- und Lymphgefäße des letzteren zu suchen.

Hiermit schließe ich die vorliegende kleine Arbeit, in der Hoffnung durch dieselbe eine Anregung zur genaueren Durchforschung der bis jetzt in vergleichend anatomischer Hinsicht so gut wie gar nicht untersuchten Gehirnhüllen der Wirbelthiere zu geben. So eng begrenzt auch dieses Gebiet ist, so liefert es doch, wie ich gezeigt zu haben glaube, manches Interessante und vor Allem — was beson-

ders wichtig ist —, Manches, das ein Licht auf die beim Menschen bestehenden Verhältnisse wirft, und zu einer wissenschaftlichen Auffassung der Anatomie des Menschen beitragen kann.

Heidelberg, den 3. März 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Längsdurchschnitt durch den Schädel von Barbus vulgaris. Das Gehirn mit seiner Gefäßhaut ist weggeräumt, so dass das durale Gewebe zu Tage liegt. Der äußere stärkere Kontur (*Pl*) entspricht der äußeren periostalen Duralamelle; die innere Begrenzungsschicht der Dura ist ebenfalls stärker konturirt. Man sieht den Abdruck des Gehirns sehr deutlich.

K Knochen des Schädels,
Mk Augenmuskelkanal,
Cs Cavum sinus imparis,
DG durales Fettgewebe,
Ep Epiphysissack,
Pl periostale Lamelle der Dura,
Il innere Lamelle der Dura.

Fig. 2. Schematischer Querschnitt durch den Schädel eines Fisches, mit Zugrundelegung eines durch die Region des Mittelhirns gemachten Querschnitts durch den Kopf eines Barsches.

Sd Subduralraum,
Pr primäre Gefäßhaut des Gehirns (aus Strichen bestehende Linie),
C Gehirn,
N austretender Nerv,
LI Lobi inferiores des Gehirns.

Die übrigen Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Die periostale Schicht der Dura ist durch eine punktirte, die innere Schicht derselben durch eine ausgezogene Linie angedeutet.

Fig. 3. Stückchen der periostalen Duralamelle von der Oberfläche betrachtet. Vom Schädeldach von Barbus vulgaris. Das Präparat ist nicht tingirt.

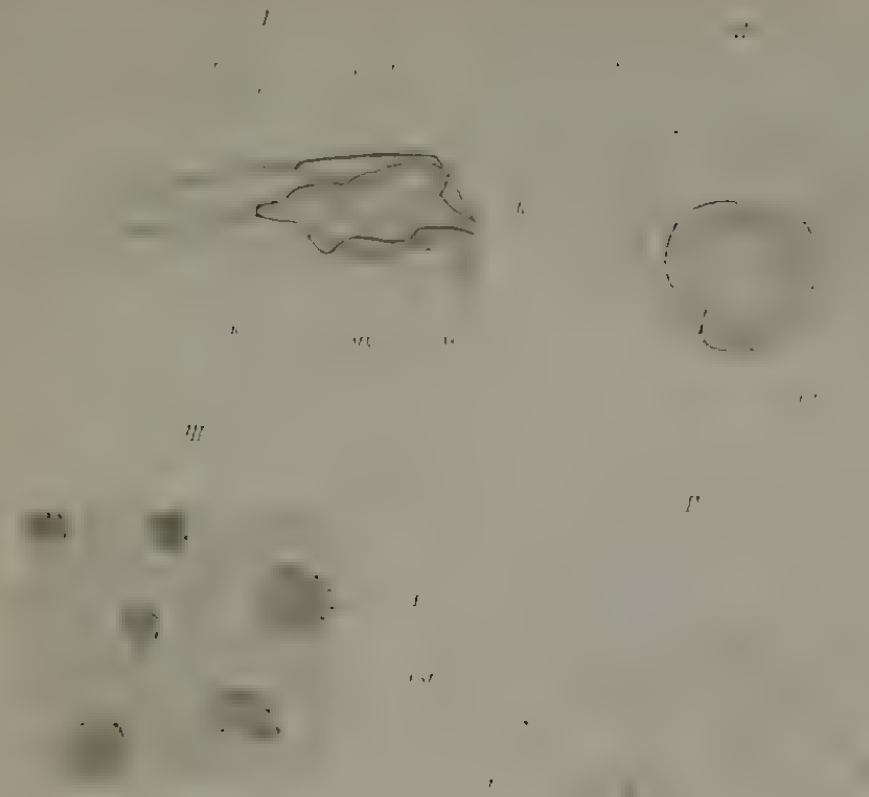
P Pigmentzellen, *Ost* Osteoblastenschicht.

Fig. 4. Gruppe von Fettzellen aus dem duralen Fettgewebe von Barbus. Das Präparat ist entfettet und mit Karmin gefärbt.

F Fettzellen, *Kf* Kerne derselben,
Ic homogene Intercellularsubstanz mit Kernen.

Fig. 5. Interdurales Schleimgewebe aus der Schädelhöhle von Lota vulgaris.

V Gefäße mit Blutkörperchen,
N feine varicöse Nervenfaser,
Mx Zellen des Schleimgewebes,
Wz Wanderzellen.



Über die Muskeln und Fascien der Dammgegend beim Weibe.

Von

Dr. P. Lesshaft
in St. Petersburg.

Mit Tafel XXIV und 3 Holzschnitten.

Die Perinealmuskeln und Fascien beim Manne habe ich schon im Jahre 1873 im Archiv für Anatomie[1] besprochen, seitdem bearbeitete ich diese Region vorzüglich beim Weibe; die von mir in dieser Zeit gewonnenen Resultate beabsichtige ich im Folgenden mitzutheilen. Zuvor möchte ich aber die Arbeiten und Meinungen besprechen, die über die Perinealregion seit meinem letzten Aufsatz erschienen sind, und die scheinbaren Widersprüche zu erklären suchen.

Die Muskeln und Fascien der Perinealregion beim Weibe sind bis jetzt noch weniger speciell behandelt worden, als beim Manne, meistens wird nur bemerkt, dass beim Weib sich die betreffenden Theile analog verhielten. Eine genaue Bearbeitung der Muskeln des Beckenausganges gab H. Luschka[2]; außerdem finden sich Angaben über einige von ihnen bei Bourgery[3], J. F. Jarjavay[4], Kobelt[5]

[1] Archiv f. Anat. u. Physiol. etc. Jahrgang 1873. pag. 17.

[2] Die Muskulatur am Boden des weiblichen Beckens in 4 Tafeln. Wien 1861.

[3] Anatomie descriptive T. II. Appareil de relation. Paris 1852. pag. 61 bis 65. Tab. 103—106.

[4] Traité d'Anatomie chirurgicale. Paris 1854. T. II. pag. 517—610.

[5] Die männl. u. weibl. Wollustorgane. Freiburg im Breisgau 1844. pag. 37 bis 61.

und in den bezüglichen Abschnitten verschiedener Handbücher. Von den Fascien ist besonders das Verhältnis der Beckenfascie zu den eigentlichen Perinealfascien sehr wenig aufgeklärt, während dieses Verhältnis von großer praktischer Wichtigkeit ist wegen der hier vorkommenden pathologischen Processe. — In diesem Aufsatze will ich meine Untersuchungen besonders über die Muskeln mittheilen, welche beim Weibe die Urethra und das untere Ende der Vagina umgeben, und über diejenigen, welche die für die Wirkung dieser Muskeln erforderlichen Stützpunkte erzeugen. Weiter werde ich über den M. levator ani auct. handeln, und nachzuweisen suchen, dass die äußere Schicht dieses Muskels durchaus nur als Schließmuskel angesehen werden kann, während die nach innen von dieser Schicht liegenden Bündel wirkliche Hebemuskeln auch beim Weibe sind; hier werde ich auch das Verhältnis dieser Bündel zur Scheide angeben. Einiger Variationen des M. bulbo-cavernosus, die zur Aufstellung neuer Muskeln oder zu Verwechslungen Anlass gegeben haben, werde ich hier auch gedenken. Endlich werde ich die Perineal- und Beckenfascien beim Weibe beschreiben und genauer das gegenseitige Verhältnis dieser Fascien angeben. — Die gewonnenen Resultate stützen sich auf frühere Untersuchungen und auf neuere von 70 weiblichen Perinealgegenden und 22 ausgeschnittenen weiblichen Geschlechtsorganen; im Ganzen habe ich bis jetzt möglichst genau 365 männliche und weibliche Perinealgegenden in situ und 102 ausgeschnittene Geschlechtsorgane von beiden Geschlechtern untersucht. Außerdem habe ich noch diese Gegend bei einer Reihe von Thieren untersucht, namentlich bei: Cercopithecus, Hapale, Ursus, Canis fam. 5, Canis lupus, Canis vulpes 2, Canis lagopus, Felis domestica 3, Lynx 1, Lepus caniculus 3, Equus 2[1].

Bevor ich die Beschreibung der einzelnen Muskeln beginne, muss ich einige Arbeiten besprechen, die, besonders in der letzten Zeit, die Muskeln, welche die Harnröhre umgeben, behandeln. Meistens wird die Frage aufgestellt, ob die Musculi Wilsoni und Guthriei existiren oder nicht? Über die hier einschlagende Litteratur habe ich schon früher mich geäußert; speciell über die Muskulatur der Harnröhe beim Weibe handelt Luschka, in der letzten Zeit Morel[2], außerdem sind über diese Muskulatur Arbeiten von Ca-

[1] Die bei diesen Thieren gefundenen Ergebnisse sind in einem besonderen Aufsatze, in russischer Sprache, beschrieben.

[2] Lyon médical. T. XXIV. Lyon 1877. pag. 135—136.

DIAT[1] und PAULET[2] erschienen und ist dieser Gegenstand weiter besprochen in der Auflage von HENLE's[3] Anatomie.

Die Frage über die Existenz der Mm. Wilsoni und Guthrici wird von LUSCHKA, CADIAT, PAULET und HENLE negativ beantwortet. Vom WILSON'schen Muskel beim Manne sagt LUSCHKA[4], dass er »in der ihm von seinem Entdecker und dessen unbedingten Anhängern zugeschriebenen Beschaffenheit überhaupt gar nicht existire, sondern ein Artefact darstelle, hervorgegangen aus einer willkürlichen Präparation, welche drei ganz disparate Gebilde betroffen hat, nämlich den Ursprung des sogenannten M. pubo-vesicalis, d. h. eines neben der hinteren Seite des Schoßgelenkes sehnig entspringenden Bündels der Längsfaserschicht der Blase; zweitens des von mir als Pars urethralis des Afterhebers beschriebenen Muskelgebildes; drittens des Stratum transversale urethrae inferius des Constrictors der Harnröhre«. »Beim weiblichen Geschlechte,« sagt er weiter, »findet sich nun aber auch nicht einmal eine solche Anordnung muskulärer Bestandtheile, welche durch irgend eine Präparation zur Herstellung eines M. Wilsoni Veranlassung geben könnte. Es besteht da nämlich weder eine Pars urethralis des Afterhebers, noch auch eine untere horizontale Muskelschicht der Harnröhre.« — LUSCHKA hat bei seiner Bearbeitung der Perinealmuskeln die Lagerung der Fascien nicht beachtet, welche diese Muskeln scheiden, während WILSON auf diese Verhältnisse hinweist. Der WILSON'sche Muskel ist als ein aus sagittalen (von vorn-oben nach hinten-unten gehenden) Bündeln bestehender Muskel zu verstehen, der zu beiden Seiten der Urethra gelagert ist und sich vor und hinter ihr in das umgebende Gewebe verliert, während der GUTHRIE'sche Muskel aus queren Bündeln besteht, die von den aufsteigenden Ästen der Sitzbeine beider Seiten beginnen, sich vor und hinter die Harnröhre begeben und sich hier, als tendinöse Streifen, in dem umgebenden Gewebe inseriren. Von oben (seitlich) werden diese Muskeln von einem Fortsatze der Fascia pelvis bedeckt, unter ihnen ist das tiefe Blatt der Perinealaponeurose gelagert, folglich sind diese Muskeln scharf von den sie umgebenden Gebilden geschieden. — Nun aber liegt der M. pubo-vesicalis über

[1] Journal de l'Anat. et Physiol. ROBIN et POUCHET. XIII. année 1877. Étude sur les muscles du Périnée pag. 39—59. fig. V, VI, VII et VIII.

[2] Journal de l'Anat. et Physiol. 1877. Recherches sur l'Anat. comparée du Périnée. pag. 144—180.

[3] Handbuch der Eingeweidelehre d. Menschen. 2. Auflage. Braunschweig 1873. pag. 535—540.

[4] l. c. pag. 18.

der Fascia pelvis, die Pars urethralis des Afterhebers ist nach außen vom inneren, absteigenden Fortsatze der Fascia pelvis gelagert, und das Stratum transversale urethrae inferius besteht aus Querfasern und nicht aus sagittalen Fasern — folglich hat Luschka den M. Wilsoni unrichtig aufgefasst und ihn mit den benachbarten Muskelfasern verwechselt. Luschka's Angaben über diesen Muskel sind überhaupt nicht genau, er sagt: »seine Angaben und seine Abbildung hat James Wilson ausschließlich nur auf das männliche Geschlecht bezogen, und ich finde bei ihm auch nicht eine Andeutung, durch welche auf die weibliche Harnröhre hingewiesen würde«. — Indessen sagt Wilson[1]: »In the female muscles are also found having exactly similar attachements to the pubes as these described in the male, they descend and separate on the urethra, and I have more than once traced them round it. They are situated between the levator ani and sphincter vaginae.«

Nach Morel[2] soll entweder (Mädchen von 7 Jahren) ein die Harnröhre völlig umgebender Ring existiren, dessen Dicke vorn etwas beträchtlicher ist, als hinten, oder (bei Mädchen von 15 bis 18 Jahren) die äußere Muskelschicht umgiebt bloß die vorderen und seitlichen Partien des Kanals, später (Mädchen von 22 Jahren) habe er sogar die völlige Abwesenheit der äußeren Schicht nachweisen können. Die innere Muskelschicht soll parallel der Achse des Kanals gelagert sein. Beim Kinde von 7 Jahren bildet diese Schicht einen Halbmond, dessen Konkavität die Vorder- und die Seitenwände der Harnröhre umfasst. Hinter der Harnröhre findet man mit Noth einige sehr dünne Muskelbündel, die breit vom Halbmond geschieden sind. Bei Mädchen von 15 bis 18 Jahren ist diese Schicht etwas stärker entwickelt und zeichnet sich sonst durch nichts Anderes aus. Bei der erwachsenen Frau existirt keine eigentliche kontinuirliche Schicht, weil die Wände der Harnröhre sich in erektiles Gewebe verwandeln. Wie sich die hinteren Schenkel des Halbmondes zu den umgebenden Gebilden verhalten, ist aus der kurzen Mittheilung von Morel nicht ersichtlich, so dass ein Urtheil über seine Funde schwer zu geben ist.

Cadiat untersucht an sagittalen und transversalen Schnitten, die beim Neugeborenen vom Schambogen bis zum After geführt wurden,

---

[1] Medico-chirurgical transactions. Second edition. Vol. I. London 1812. pag. 179.

[2] l. c. pag. 135.

alle hier gelegenen Theile. — Gestützt auf die hierbei gewonnenen Resultate, findet er, dass die als Mm. Wilsoni und Guthrici beschriebenen Muskeln nicht existiren, sondern, dass alle die Harnröhre umgebenden Muskeln als Constrictores s. Sphincteres urethrae angesehen werden müssen. — Diese letzteren bilden eine trichterförmige cirkuläre Schicht, welche die Harnröhre von der Blase bis zum Bulbus urethrae umgiebt. Nach außen von dieser Schicht giebt es durchaus keine Muskelfasern, die sich an den Knochen des Beckens oder an den hier vorhandenen Bändern inseriren. In der Umgebung des membranösen Theiles der Harnröhe sind es meistens quergestreifte Muskelfasern. An weiblichen Kinderleichen findet Cadiat diese Muskelschicht eben so gelagert wie bei den männlichen. Bei der Musterung der Abbildungen auf Taf. VI, VII und VIII ist deutlich zu sehen, dass die Muskelfasern des »orbiculaire de l'urèthre« nach Cadiat sich vor (Taf. VII *d*) und hinter der Urethra (Taf. VI *d*) deutlich kreuzen und ins umgebende Bindegewebe verlieren. Auf Taf. VIII Fig. 9 sieht man bei *d* die »raphe sous-urèthral« (Septum perineale) sich bis zur Muscularis mucosae der Harnröhre fortsetzen. Die auf Taf. VII Fig. 6 *f* gezeichnete Muskelschicht scheint dem Musculus transversus urethrae anzugehören. Wenn diese Zeichnungen dem Präparate entsprechen, so ist es nicht begreiflich, wie Cadiat auf Grund solcher Präparate den Musc. Wilsoni leugnet.

Paulet hat seine Untersuchungen an 11 Thierarten und beim Menschen vorgenommen: den Wilson'schen Muskel stellt er ganz in Abrede, statt diesen findet er bei den von ihm untersuchten Thieren und beim Menschen einen Sphincter urethrae, der die Harnröhre ringförmig von der Blase bis zum Bulbus urethrae umgiebt. In der Mitte der hinteren (oberen[1]) Fläche der Urethra befindet sich ein sehniger Längsstreifen, an dem die Ringfasern sehnig beginnen. Außer diesem Streifen haben nach Paulet die Ringfasern durchaus keinen Befestigungspunkt, weder an der Perinealaponeurose, noch am Becken. Beim Wolf und beim Königstiger fand er nach außen von der cirkulären Schicht willkürliche longitudinale Fasern, die als Fortsetzung der Fasern der Blase erscheinen; beim Tiger waren diese Fasern auf die untere (vordere) Fläche der Harnröhre beschränkt. Diese Fasern befestigen sich an der oberen Aponeurose des M. transversus (Aponeurose supérieure du transverse). Beim Menschen fin-

[1] Beim sagittalen, in der Horizontalebene gelegenen Längsdurchmesser des Thieres.

det er den Sphincter urethrae ganz eben so gelagert, wie bei den Säugethieren, nach außen von der cirkulären Schicht beschreibt er oberflächliche Longitudinalfasern. Den Musculus transversus perinei profundus identificirt er mit dem Guthrie'schen Muskel, und findet, dass er an beiden Seiten am Ramus ischii-pubicus breit beginnt und sich verschmälernd zur vorderen und hinteren Fläche der Urethra begiebt (besonders vor), wo er endigt. Beim Hunde beschreibt er den M. transversus urethrae. Über die von Paulet erhaltenen Resultate werde ich später, nach der Beschreibung der von mir erhaltenen Funde berichten.

Henle beschreibt alle Muskeln und Fascien, die in der vorderen Hälfte des Beckenausganges gelagert sind, unter dem Namen eines »Diaphragma urogenitale«. Es besteht aus zwei Aponeurosen, einer oberen und einer unteren, und enthält Lagen gestreifter Muskelfasern, die er als M. transversus perinei profundus zusammenfasst, und das wie beim Manne, so auch beim Weibe. — Die Mächtigkeit des ganzen Diaphragma beträgt beim Weibe bei kräftiger Muskulatur über 6 mm (l. c. pag. 539). Beim Weibe schließt das Diaphragma urogenitale zwischen zwei Aponeurosen des M. transversus perinei profundus nebst den Cowper'schen Drüsen, Gefäße und Nerven ein. Auf dieses Diaphragma werde ich später zu reden kommen. An dem hier liegenden M. transversus perinei profundus unterscheidet Henle beim Weibe (l. c. pag. 539) »transversale und sagittale« oder schräge Faserzüge. Die transversalen sind am mächtigsten und am entschiedensten animalisch längs dem vorderen Rande des Muskels, an welchem sie von beiden Seiten vor oder über der Urethra in einander übergehen; auch längs des hinteren Randes bilden sie mitunter einen stärkeren Strang; die innerhalb des Diaphragma quer zur lateralen Wand der Vagina verlaufenden Bündel sind glatt. Die schrägen Faserzüge des M. transversus perinei profundus mischen sich an der unteren Fläche desselben mit den Fasern des M. bulbo-cavernosus, an der oberen Fläche stoßen sie mit den tiefen zum Theil von der oberen Aponeurose entspringenden Portionen des M. levator ani zusammen. Hierbei bemerkt Henle: »die dicht an der Vagina hinstreichenden Bündel dieser sagittalen Muskelzüge stellen den M. constrictor cunni profundus s. tensor aponeurosis s. sphincter vaginae Luschka's dar«. Hier fällt Henle in denselben Fehler, wie Luschka, die die Urethra umgebenden Muskeln sind alle vom M. levator ani durch einen Fortsatz der Fascia pelvis geschieden, eben so wie beim Manne. Vom letzteren sagt Henle

selber (pag. 528): »Die sagittale Schicht ist von Luschka als Pars urethralis des Afterhebers beschrieben, vom Levator ani aber, auch nach Luschka's eigener Abbildung, durch das Diaphragma urogenitale getrennt.« Der M. constrictor cunni profundus liegt, wie wir später sehen werden, nach innen vom Bulbus urethrae und reicht nach oben bis zur Höhe der unteren Fläche der Lamina profunda der Aponeurosis ano-perinealis, folglich bis zur unteren Wand des Diaphragma urogenitale Henle.

Luschka, Cadiat, Paulet und Henle bestritten die Existenz des Wilson'schen, so wie auch die der von Guthrie beschriebenen Muskeln. Auf den Abbildungen von Cadiat und Henle (Fig. 405 und 407) sind transversale vor (über) und hinter (unter) der Urethra gelagerte und sagittale Muskelfasern deutlich zu sehen. Die Abbildungen von Cadiat sind weniger schematisch, als die bei Henle. Auf Taf. VII Fig. 6 *f* sind die vorderen und auf Taf. VIII Fig. 9 *f* die hinteren transversalen Fasern, auf der letzten Figur in *e* die sagittalen Fasern deutlich zu sehen. Alle zusammen bilden den M. transversus perinei profundus nach Henle. Die Abbildungen von Cadiat sind nach Präparaten von Neugeborenen dargestellt, sie sind, so viel ich gesehen habe, naturgetreu: hätte er horizontale und sagittale Schnitte bei Erwachsenen gemacht, so würde er sich überzeugt haben, dass längs der Urethra nach oben, näher zur Blase nach außen sagittale, nach innen glatte cirkuläre Fasern gelagert sind. Die sagittalen Fasern beginnen vorn im Bindegewebe zwischen dem Venenplexus und endigen hinten am Septum perineale, wie ich das (l. c. pag. 34 u. 36) beschrieben habe, und wie Cadiat es auch abbildet. Nach unten, näher zur Pars bulbosa urethrae sind die vorderen und besonders die hinteren transversalen stärker entwickelt, sie reichen lange nicht so hoch nach oben als die transversalen. Bei der Präparation von der Seite, nachdem man die seitliche Knochenwand der Beckenhöhle abgesägt hat, sieht man diese Verhältnisse deutlich, und überzeugt sich noch an Sagittalschnitten, die durch die Mitte der Synchondrosis pubis und die Urethra gehen, dass wirklich nach außen von der Wand der Harnröhre, die man wegpräparirt, sagittale Muskelfasern existiren, die vorn im Bindegewebe beginnen und hinten endigen. Ich glaube Recht zu haben, wenn ich sage, dass die sagittalen Muskelbündel die von Wilson gemeinten, und die transversalen die von Guthrie beschriebenen sind. Nur das Verhältnis der ersteren zur Beckenwand ist von Wilson nicht richtig beschrieben, eben so wie Guthrie

durch seine Präparationsmethode die transversalen Fasern darstellt und dabei die sagittalen Fasern von ihrer vorderen Anheftung abtrennt. Um sich die Verhältnisse der Muskulatur, die die Harnröhre umgiebt, bildlich vorzustellen, muss man sie mit der Muskulatur des unteren Endes des Mastdarms vergleichen. Dieses Ende wird nach außen von einem Sphincter ani umgeben, der hinten bis zur Spitze des Steißbeins reicht und vorn mit den meisten seiner Fasern am Septum perineale endigt, die oberen Bündel (M. levator ani auct.) umgeben den Mastdarm bis zum unteren Theil der Ampulla recti. Nach innen vom Sphincter externus ist der Sphincter internus aus glatten Fasern bestehend. Das hintere Ende des Sphincter ani wird durch das Steißbein und die vorderen Fasern des M. ano-coccygeus fixirt, das vordere Ende — durch die Mm. transversi perinei medii am Septum perineale. Eben so wird die Harnröhre nach oben bis zur Prostata beim Manne und bis zur Harnblase beim Weibe vom M. constrictor urethrae umgeben, nach innen von ihm existiren glatte cirkuläre Fasern, je höher, desto deutlicher sind sie entwickelt. Das vordere Ende des M. constrictor wird durch das den Venenplexus umgebende Bindegewebe fixirt und vom M. transversus urethrae (vordere Querfasern dieses Muskels nach Henle), das hintere Ende befestigt beim Manne am Septum prineale der M. transversus perinei profundus (hintere Querfasern dieses Muskels nach Henle), beim Weibe der M. transversus vaginae. Das vordere und hintere Ende des M. constrictor urethrae verbindet sich beim Menschen mit dem umgebenden Gewebe; er ist cirkulär bei den Thieren, die sich in horizontaler Lage bewegen, und bei denen die Mm. transversi perinei auch nicht existiren, wie wir das noch später sehen werden, und wie das auch durch die Untersuchungen von Paulet bestätigt wird; bei diesen Thieren sind aber deutlich Längsfasern nach außen von den cirkulären zu sehen. Paulet findet bei den Säugethieren nur den vorderen (oberen) Theil des M. transversus perinei profundus, oder den M. transversus urethrae der Carnivora.

Ich gehe jetzt zur Beschreibung der einzelnen Muskeln über und beginne mit den das untere Ende des Mastdarms umgebenden Muskeln, um dann zu der Muskulatur der äußeren Theile der Harn- und Geschlechtsorgane überzugehen.

Die von mir angewandte Präparationsmethode habe ich schon beschrieben (l. c. pag. 30—32). Bei der Präparation des weiblichen Beckens habe ich genau dieselbe Methode angewandt und auch von der Seite, von unten, von vorn und von innen nach außen präparirt.

Die letzte Präparationsmethode wurde besonders zu Kontrolluntersuchungen der die Urethra umgebenden Muskeln angewandt, weiter wurde die Synchondrosis pubis in der Mitte durchschnitten, die Harnblase gespalten und weiter nach unten die Urethra mit den umgebenden Weichtheilen gleichfalls in der Mittellinie durchschnitten und dann die Wände der Harnröhre von innen nach außen präparirt. Ich weise nochmals auf diese Kontrollpräparate hin, da hierbei die sagittalen Fasern, die die Urethra umgeben, sich sehr gut untersuchen lassen.

Musculus levator ani auctorum.

Sobald die äußere Wand des Beckens weggenommen ist, so erscheint vorn der M. obturator internus und nach hinten das Cavum ischio-rectale. Nach Entfernung dieses Muskels und der darauf folgenden Fascie erscheint in seiner ganzen Ausbreitung der als Levator ani beschriebene Muskel. Cruveilhier[1], Henle[2], ich[3] und Budge[4] haben schon darauf hingewiesen, dass der sogenannte Heber des Afters kein eigentlicher Heber, sondern mehr Schließer des Afters und des unteren Theiles des Mastdarmes ist. Henle theilt die von der Fascia obturatoria entspringende Portion unter dem Namen eines M. ischio-coccygeus vom übrigen Levator ani auctorum ab. Nach den von mir vorgenommenen Untersuchungen erweist es sich, dass der M. levator ani auct. beim Manne sowohl als auch beim Weibe aus zwei Schichten besteht, von welchen die äußere Schicht überall die Achse des Mastdarms unter einem rechten Winkel kreuzt, während die Fasern der inneren Schicht sich zum After richten und hier endigen. Diese Schichten, die sich gut von einander scheiden lassen, haben auch ohne Zweifel eine verschiedene physiologische Bedeutung. Ich werde zuerst die äußere und dann die innere Schicht beim Weibe beschreiben und zugleich auch die Besonderheiten angeben, durch die sie sich von denen beim Manne auszeichnen. Die äußere Schicht werde ich unter dem Namen eines M. sphincter ani externus, die innere als den eigentlichen Afterheber, M. levator ani proprius, bezeichnen[5].

[1] Traité d'Anatomie descriptive. 4. édit. T. II. Paris. p. 434—441.

[2] l. c. pag. 544.

[3] l. c. pag. 31 und: Über die Endigung der Longitudinalschicht des Mastdarms etc. St. Petersburg 1865 (russisch).

[4] Über die Funktion des M. levator ani mit Rücksicht auf die Pathogenese. Berliner klin. Wochenschrift. 1875. Nr. 27.

[5] C. Roux Beiträge zur Kenntnis der Aftermuskulatur des Menschen,

Musculus sphincter ani externus.

Lage. Der untere Theil des Schließmuskels umgiebt den After und ist zwischen dem Mittelfleisch und dem Os coccygeum gelagert. Der obere Theil (oder der M. levator ani auct.) liegt zu beiden Seiten des unteren Theiles des Mastdarmes und namentlich der Portio ano-pelvica recti[1] zwischen den Ästen des Schambeins, der Beckenfascie und dem Steißbein. Die hintern oberen Fasern dieses Theiles grenzen an den M. coccygeus lateralis, nach unten geht dieser Theil entweder unmittelbar in den unteren Theil (den M. sphincter ani externus auct.) über, oder es befindet sich zwischen ihnen nach vorn eine mit Fett angefüllte, verschieden große Lücke. Die Außenfläche dieser ganzen Muskelschicht ist von der Portio analis fasciae ano-perinealis propriae bedeckt, doch davon wird später, bei den Fascien, die Rede sein. Nach innen von beiden Theilen des M. sphincter ani externus liegt vorn der eigentliche M. levator ani und hinten ein vom Steißbein zum After gehendes Muskelbündel — Musculus s. Fasciculum ano-coccygeum.

Ursprung. Der untere Theil beginnt mit seinen oberflächlich-

Bonn 1880 und Arch. f. mikrosk. Anat. XIX. Bd.) beschreibt auf Grund mikroskopisch untersuchter Schnittserien äußere Querfasern und innere Längsfasern des Levator ani. Von der tiefen oder inneren Faserschicht meint C. Roux, dass: »Ihr voller Umfang musste diesen Forscher (Lesshaft), da er ohne Mikroskop arbeitete, verborgen bleiben.« In meiner Dissertation 1865 (Über die Endigung der Längsfasern der Muskelschicht des Mastdarms und der Strata adjectoria dieser Schicht in der Portio ano-prostatica recti beim Menschen und einigen Thieren) habe ich diese Verhältnisse bei dem Menschen und einigen Thieren genau beschrieben und nachzuweisen gesucht, dass der M. levator ani auct. kein Levator sondern ein Sphincter ist und dass eine innere Längsfaserschicht existirt, die einen eigentlichen Levator ani bildet. Diese letzte Schicht habe ich genau verfolgt und ihren »vollen Umfang« aufgeklärt, wie das leicht nachzusehen ist. — In meiner Arbeit (Arch. f. Anat. etc. v. Reichert und Du Bois-Reymond 1873 Nr. 1 pag. 17 u. 31) habe ich auch diese Theilung des Muskels erwähnt und jetzt beschreibe ich diesen Muskel genau wie 1865 und behalte daher das Recht der ersten Beschreibung des M. levator ani proprius.

[1] Beim Weibe könnte man den Mastdarm eintheilen in 1) eine untere Portio ano pelvica — von der Fläche des Afters bis zur Fläche, wo die Fascia pelvis den Mastdarm umgiebt (die Länge dieses Theiles längs der Mitte der Seitenwand gemessen ist 5—6 cm), 2) eine mittlere Portio pelvico-peritonealis s. ampullaris s. subperitonealis — von der Fläche der Fascia pelvis bis zur Stelle, wo der Mastdarm am Peritoneum hängt (Länge ebenfalls längs der Mitte der Seitenwand gemessen 6—7 cm), 3) eine obere Portio intraperitonealis — die am Mesenterium hängt (Länge 5—5,5 cm).

sten Fasern in der Haut und dem Unterhautbindegewebe der Perinealgegend; tiefer entspringen die Fasern vom Septum perineale, d. h. von der Bindegewebshaut, welche zwischen die Muskeln bulbocavernosus und Sphincter ani externus gelagert ist. Einige Fasern dieses Theils des Schließmuskels erweisen sich als Fortsetzung der Fasern vom M. bulbo-cavernosus oder transversus perinei medius der entgegengesetzten Seite. Der obere Theil nimmt seinen Anfang vom äußeren Theile einer dreiseitigen Fläche an der inneren Wand der horizontalen und absteigenden Äste des Schambeins. Diese dreieckige Fläche wird begrenzt durch eine obere Linie, die ungefähr einen Centimeter über dem Arcus pubis beginnt, längs der hinteren Wand des horizontalen Astes sich nach oben und außen richtet und am inneren Theile des Einganges in den Canalis obturatorius endigt, eine äußere Linie, vom Eingange in den Canalis obturatorius nach unten und innen längs den horizontalen und absteigenden Ästen bis zur rauhen Linie, die sich auf der Mitte des letzteren Astes emporhebt und welche den inneren Rand des Dreiecks bildet. Nach außen vom unteren äußeren Theile dieses Theiles beginnt der Schließmuskel noch von der Außenfläche der Beckenfascie in der Richtung des Arcus tendineus fasciae pelvis nach hinten bis zur Spina ischii.

Verlauf. Die Bündel des unteren Theiles des Schließmuskels umgeben von beiden Seiten den After und richten sich nach hinten, wo sie sich von beiden Seiten treffen. Cirkuläre quergestreifte Muskelfasern finde ich nicht, sie verflechten sich vor und hinter dem After. Höher oben verlaufen die Muskelbündel von vorn oben nach hinten unten zu beiden Seiten der Portio ano-pelvica des Mastdarms. Sie kreuzen alle unter einem rechten Winkel die Achse des Mastdarms, da aber diese Achse einen nach vorn konvexen Bogen bildet, der sich um die Spitze des Steißbeins krümmt, so müssen die Muskelbündel des Sphincters nach vorn strahlig aus einander gehen und sich nach hinten zum Steißbein sammeln. Zwischen dem unteren und oberen Theil bleibt oft eine, nach vorn sich erweiternde, verschieden große Lücke, die mit Fett und Bindegewebe ausgefüllt ist.

Insertion. Hinter dem After inseriren sich die oberflächlichsten Muskelfasern in der tiefen Schicht der Haut, eben so wie sie am Damm begonnen haben. Die tieferen Fasern kreuzen und verflechten sich längs der Mittellinie mit Bindegewebefasern, die man bis zur Spitze des Steißbeins verfolgen kann. Diese Bindegewebsfasern bilden wohl das von KOHLRAUSCH[1] beschriebene Lig. ano-

[1] Zur Anatomie u. Physiologie der Beckenorgane. Leipzig 1854. pag. 51.

coccygeum s. ligne blanche ano-coccygienne Cruveilhier[1]. Höher oben befestigen sich die Muskelfasern an der Spitze und den Rändern des Steißbeins.

Größe. Die Länge der Muskelbündel des unteren Theiles ist im Mittel 7,6 cm, ihre Dicke 5,5 mm, die Breite (von oben nach unten) 1 — 1,3 cm. Die Breite am Ursprung des oberen Theiles des Schließmuskels ist 4 — 4,5 cm. Von der Beckenfascie beginnt dieser Theil in einer Länge von 6—7,3 cm. Die Breite in der Mitte dieses Theiles ist 4,5—4,8 cm, die Länge der Muskelbündel 7,7 bis 8,3 cm, die Dicke in der Mitte 2,5—3 mm.

Wirkung. Wie der obere, so auch der untere Theil dieses Muskels sind wohl unbedingt als Schließmuskeln des Afters und der Portio ano-pelvica anzusehen, besonders wenn er nicht der Bauchpresse entgegen zu wirken hat. Die Muskelfasern kreuzen überall die Achse des Mastdarms und ändern ihre Richtung je nach der Lage der Portio ano-pelvica des letzteren. Muskelbündel, die nicht zum After gehen und hier nicht endigen, können unmöglich den After heben. Wirkt die Bauchpresse, so spannt der Theil des Schließmuskels, der von der Beckenfascie beginnt und besonders der von Henle[2] als Ischio-coccygeum bezeichnete Theil, diese Fascie und erzeugt einen Widerstand den von oben wirkenden Eingeweiden, wobei das Punctum fixum des Muskels am Steißbein zu suchen ist.

M. levator ani proprius.

Sobald man nach der Präparation des ganzen Schließmuskels des Afters und der Muskeln des Mittelfleisches die Seitenwand des Beckens abträgt, indem man durch die Mitte des Sitzknorrens sägt und dann noch vertikal, längs der Mitte des ovalen Loches einen Theil der hier gelegenen Äste des Scham- und Sitzbeins, darauf den M. obturator internus mit der ihn bedeckenden Fascie vollständig abtrennt, so entblößt sich der ganze soeben beschriebene Schließmuskel des Afters und hinter und über ihm der M. coccygeus s. coccygeus lateralis. Schneidet man die strahlig verlaufenden Bündel des oberen Theiles des Sphincter externus, längs der Achse des Mastdarms in der Mitte vorsichtig durch und präparirt die durchschnittenen Bündel nach vorn und hinten von der tieferen Schicht ab, so trifft man hier stellenweise lockeres Bindegewebe und näher

[1] Traité d'Anatomie descriptive. Quatr. editione. T. II. pag. 436.
[2] l. c. pag. 534.

zum oberen Rande Äste der Nn. vesicales et vaginales aus den Nn. haemorrhoidales medii (Arnold). Die bloßgelegte Schicht besteht aus rothen Muskelbündeln, die nach unten und hinten blasser werden; sie sind zwischen den Schambeinen, der Beckenfascie und der Vorder- und Seitenwand des Afters gelagert. Dieses sind die Bündel des M. levator ani proprius, der beim Weibe immer deutlicher ausgesprochen ist und leichter von den Bündeln der Außenschicht darzustellen ist. Hinter den Mastdarm zwischen dem Steißbein und dem hinteren Theil der Seitenwand des Afters sind immer Bündel glatter Muskelfasern gelagert, die sich an den Seitenwänden des Mastdarmes mit den Fasern des M. levator ani proprius kreuzen. Sie bestehen, wie schon Luschka richtig angiebt, aus glatten Muskelfasern. Das ist ein M. ano-coccygeus s. portio posterior M. levatoris ani proprii. Ich werde erst die vordere Portion und dann die hintere Portion beschreiben. Die innersten Bündel des vorderen Theiles sind ohne Zweifel von Henle[1] schon gesehen worden; er bemerkt, dass der M. levator ani auf dem Wege zum Rectum die Vagina streift und dass am inneren Rande des Levator der Faserung des Muskels parallel verlaufende glatte Muskelbündel vorkommen. Beim Manne beschreibt Henle[2] in dem Raum zwischen Prostata und Rectum querverlaufende glatte Muskelfasern, welche die oberflächlichen Bündel des Levator beider Seiten verbinden und denen sich nur spärliche Fasern gestreifter Muskeln beimischen. Hier sind in der That mehr glatte als quergestreifte Muskelbündel, nur sind sie nicht quer gelagert, sondern kommen schräg von beiden Seiten zur Vorderfläche des Rectum und gehören den innersten Fasern des M. levator ani proprius an. Henle meint, dass diese Querschicht vielfach als besonderer Muskel beschrieben werde, und dass es der M. levator prostatae Santorini, Compressor prostatae Albini, M. prostaticus sup. Winslow und M. transversus prostatae Weber-Hildebrandt sei. Ob Henle Recht hat ist schwer zu sagen, da alle diese Forscher, eben so wie Luschka[3] und Henle selbst, keine Acht auf die Fascien gegeben haben, die den M. levator ani proprius von allen den Muskeln scheiden, die die Prostata beim Manne und die Vagina beim Weibe umgeben, — während die Muskeln hier doch nur durch die Fascien genau von einander geschieden werden

[1] Handb. d. syst. Anat. 2. Aufl. 1874. Bd. II. Lief. 2. pag. 535.

[2] l. c. 1873. Bd. II. Lief. 1. pag. 197 und Bd. II. Lief. 2. pag. 533—534.

[3] Die Muskulatur am Boden des weiblichen Beckens. Wien 1861. pag. 5 bis 8.

können. Die hinter dem Rectum gelegenen Bündel sind theilweise schon von Treiz[1] als M. recto-coccygeus s. retractor recti beschrieben worden. Von Kohlrausch[2] wurden sie als Tensor fasciae pelvis beschrieben und abgebildet (Taf. I u. II γ). Ob dieser Muskel wirklich nur ein Tensor der Fascia pelvis ist, werden wir später sehen. Luschka[3] beschreibt die Portion als »Rückwärtszieher des Afters«. Doch wird diese Portion nirgends so vollständig beschrieben, wie man sie am Kadaver darstellen kann.

Lage. Der vordere Theil des M. levator ani proprius ist an der Seitenwand der Scheide gelagert und geht von dem vorderen Theile der inneren Wand des Beckens in der Beckenfascie zum After. Der hintere Theil dieses Muskels liegt zwischen dem Steißbein in der hinteren und seitlichen Umgebung des Afters. Beim Manne ist der vordere Theil seitlich an den Portiones membranacea et prostatica der Harnröhre gelagert, von welcher er durch einen Fortsatz der Beckenfascie geschieden wird, eben so wie beim Weibe. Durch diesen Fortsatz ist der M. levator ani vollständig von den nach innen von ihm liegenden Muskeln geschieden. Nach außen ist dieser Muskel vom M. sphincter ani externus bedeckt, von dem er sich durch den Verlauf und Richtung seiner Fasern unterscheidet.

Ursprung. Die Fasern des vorderen Theiles des M. levator ani proprius beginnen an der Innenwand der horizontalen und absteigenden Äste des Schambeins vom oberen Rande der oben beschriebenen dreieckigen rauhen Fläche, die nach innen vom Foramen ovale gelagert ist. Die Länge dieser Fläche ist 2,6—3 bis 3,8 cm. Außerdem entspringen die Fasern dieses Theiles noch von der Außenfläche des Lig. pubo-vesicale und theilweise von der Beckenfascie. Die Fasern des hinteren Theiles nehmen ihren Ursprung von der vorderen Fläche der Spitze des Kreuzbeines, von der vorderen Fläche des Steißbeins und mit einigen Fasern auch noch von der oberen Fläche des Lig. ano-coccygeum.

Verlauf. Die Bündel des vorderen Theils dieses Muskels gehen, seitlich von der Harnröhre und Scheide, von denen sie durch eine Fascie geschieden sind, nach hinten und unten zur Vorder- und Seitenwand des Mastdarms. Hinter der Scheide kommen die innersten Bündel von beiden Seiten zusammen und lagern sich an die

[1] Prager Vierteljahrschrift f. d. prakt. Heilkunde. Zehnter Jahrg. 1853. I. Bd. pag. 122.

[2] l. c. pag. 51.

[3] l. c. pag. 9.

Vorderwand des Mastdarms. An der Vorder- und Seitenwand des Mastdarms richten sich die Fasern dieses Theils nach unten und lagern sich hier zwischen den äußeren und inneren Schließmuskeln des Afters. Die Bündel des hinteren Theiles richten sich nach vorn und unten, zur Hinter- und Seitenwand des Mastdarms, kreuzen hier die Seitenbündel des vorderen Theiles und sind gewöhnlich nach innen von diesem letzteren Theile gelagert. Am Mastdarme, dessen hintere Wand diese Bündel als Außenschicht bedecken, verlaufen ihre Fasern nach unten zum After. Beim Manne verlaufen die Fasern des vorderen Theiles längs der Seitenwand der Capsula urethroprostatica[1] s. Retzii, begeben sich nach hinten und unten zur Vorder- und Seitenwand des Mastdarms und gehen, eben so wie beim Weibe, zum After nach unten. Die Fasern des hinteren Theiles verlaufen so wie beim Weibe.

Insertion. Zwischen den Mm. sphincteres ani externi et interni gehen die Muskelbündel der hinteren und vorderen Portionen in elastische Fasern über, welche bis zum Bindegewebe des Afters sich verfolgen lassen, wo sie endigen, indem sie sich in das Unterhautbindegewebe inseriren. Einige von diesen Fasern sieht man stellenweise auch zwischen die innersten Bündel des M. sphincter ani externus dringen, um ebenfalls im Unterhautbindegewebe des Afters zu endigen. Die äußeren am Kreuzbein beginnenden Fasern gehen horizontal nach vorn und endigen an der Beckenfascie, dort wo diese Fascie die Seitenwand des Mastdarms umfasst.

Größe. Beim Weib ist die Länge der Fasern des vorderen Theiles des M. levator ani proprius an der Vorderwand des Mastdarms 7—9 cm, an der Seitenwand 9,2—12,5 und 14,5 cm. Die Breite am Anfangstheil ist 1,2—1,6—2 cm, ihre Dicke 2—2,5 mm. Die Länge der Fasern des hinteren Theiles ist an der Hinterwand des Mastdarms 3,8—4,5 cm, an der Seitenwand 6—8 cm. Die Breite ist 8 mm bis 1,5 cm, ihre Dicke 2,5 mm. Beim Manne ist die Länge an der Vorder- und Seitenwand des Mastdarms 11—13 cm, ihre Breite am Anfangstheil 1,5, ihre Dicke 2 mm.

Wirkung. Die vorderen und hinteren Portionen dieses Muskels müssen, wenn sie auf beiden Seiten wirken, den After heben, wobei ihre Stützpunkte an den Ästen der Schamknochen, an den Lig. pubo-vesicalia, der Beckenfascie, dem Kreuzbein, Steißbein und dem Anfangstheile des Lig. ano-coccygeum sich befinden werden, während

[1] Arch. v. Reichert und Du Bois-Reymond. 1873. pag. 72.

der After als Punctum mobile nach oben gehoben wird. Die von der hinteren Portion zur Beckenfascie gehenden Fasern können als Tensor fasciae pelvis angesehen werden. Beim Weibe ist der ganze obere und untere Schließmuskel und Heber des Afters gleichmäßig stark entwickelt; beim Manne dagegen ist der untere Theil des Sphincter externus am stärksten. Dies glaube ich durch die verschiedene Lage des Afters und durch die verschiedene Breite der unteren weichen Wand des Beckens zu erklären: Beim Weibe, wo diese Wand breiter ist, wo die Seitenwände durch ihre mehr parallele Richtung einen geringeren Widerstand entgegensetzen können, muss diese durch eine kräftigere und gleichmäßige Muskelschicht verstärkt werden, während beim Mann, bei dem der After höher steht und die schiefen Seitenwände des Beckens einen größeren Widerstand erzeugen, die Mitte des Afters selbst stärker geschlossen werden muss, d. h. ein stärkerer unterer Schließmukel erforderlich ist.

Musculi transversi perinei.

Über die Musculi transversi perinei beim Weibe sind die Angaben sehr ungenau und unvollständig, meistens wird die Beschreibung dieser Muskeln ausgelassen. Bei Tiedemann[1] ist ein Transversus perinei anticus und posticus abgebildet, von welchen, wie es scheint, der Posticus einen M. transversus perinei superficialis und der Anticus einen M. transversus perinei medius darstellt, da der letztere Muskel tiefer (höher) als der erstere zu liegen scheint. Bestimmt zu sagen, ob diese Vermuthung richtig ist, ist schwer, da die Ursprünge dieser Muskeln nicht genau angedeutet und ihre Verhältnisse zu den Fascien nicht deutlich genug angegeben sind. Außer der von mir beim Manne[2] angeführten Litteratur, habe ich noch die Angaben von Führer[3] und Luschka[4] zu erwähnen. Führer (pag. 905) sagt, dass beim Weibe: „an der Übergangsstelle der Fascie von der Fossa rectalis zur Schamlippe befindet sich, ihr und der äußeren Haut einverwebt, der M. transversus perinei superficialis, dem häutigen Damme entsprechend. In der Mittellinie verwachsen Muskeln

[1] Tabulae arteriorum corporis humani. Karlsruhe 1822. Taf. XXVI Fig. 2, 13, 14.

[2] Archiv v. Reichert und Du Bois-Reymond 1873. pag. 36—45.

[3] Handbuch der chirurg. Anatomie. 2. Abth. Berlin 1857. pag. 905 u. 909.

[4] Die Muskulatur am Boden d. weibl. Beckens. Wien 1861. pag. 21—22.

und Fascien unter einander und mit den oberflächlichen Bündeln des Sphincters«. Von dem Verhältnisse dieses Muskels zur Fascia perinei externa sagt er pag. 906: »sie geht die Fascie unter dem M. transversus superficialis durch und ist von den Tubera ischii quer nach einwärts zur Verbindung mit dem Lig. perineale herübergezogen«. Über oder hinter der Fascia perinei media beschreibt FÜHRER pag. 909 folgende Verhältnisse: »Hinter der Fascia media und mit dem Bulbus innig verwachsen liegt auch beim Weibe eine von zahlreichen kurzen Gefäßen verstrickte, derbe, poröse Gewebsschicht, welche von hier aus bis über die vordere, obere Wand der Harnröhre sich ausbreitet. Der dünne, platte, dem M. transversus urethrae entsprechende Muskel, welcher vom inneren Umkreis des Schambogens quer herübertritt, liegt bald unter, bald über jener zelligen Gefäßschicht, ein Wechsel in der Lage dieses Muskels, der auch beim Manne wohl vorkommt. Er tritt zur oberen Wand der Vagina, hinter der Harnröhre durch und ist tiefer abwärts, längs des oberen Randes des Bulbus befestigt. Man kann ihn in so fern als M. transversus vaginae bezeichnen. Auch die BARTHOLIN'schen Drüsen werden an ihrem hinteren Umfange von ihm und der Fascia media umschlossen. Der M. transversus perinei profundus kommt hinter jenem in schräger Richtung hervor, entspringt vor und über ihm vom absteigenden Aste des Schambeins und dem aufsteigenden des Sitzbeins, verläuft nach abwärts hinten und einwärts in schrägen Bündeln, welche die vordere Seitenwand der Vagina gürtelförmig umgeben und so gewissermaßen einen Constrictor internus, oder wie man ihn genannt hat, Levator vaginae vorstellen. Er bildet an seinem Ursprunge in der Regel einen dicken Muskelbauch, welcher alsbald jedoch in zahlreiche schmale Bündel zerfällt. Die obersten Bündel begeben sich an die Seitenwand des Blasenhalses, der größere Theil, schief von vorn und oben nach unten und hinten, breitet sich um die Vagina, zur vorderen Wand des Mastdarmes und in das Interstitium zwischen beiden aus. Der Muskel ist eingeschlossen vom tiefern Blatt und der Querfalte der Fascia media, welche besonders auch hinter ihm sich heraufschlägt und vom Levator recti ihn abscheidet. Ich habe die Beschreibung FÜHRER's angeführt, da er hier einen neuen Muskel als transversus vaginae aufstellt und Insertionen am M. transversus perinei profundus angiebt, wie sie wohl schwerlich existiren, indem er diesen Muskel zur Seitenwand des Blasenhalses etc. sich ansetzen lässt. LUSCHKA meint l. c. pag. 21, dass beim Weibe der oberflächliche Dammmuskel,

im Verhältnis zum tiefen, auffallend mächtig ist: er findet ihn unpaar (?) und lässt ihn jederseits mit einer dünnen breiten Sehne von der inneren Fläche des Anfangs des aufsteigenden Sitzbeinastes entspringen. Einen unpaaren Dammmuskel habe ich hier nie gesehen und glaube an der Existenz eines unpaaren Muskels zweifeln zu dürfen, da er, wie Luschka sagt: »über der Kreuzungsstelle derjenigen Bündel des Afterschließers, die theils zur Haut treten, welche die Commissura labiorum darstellt, theils in die Zusammensetzung des Compressor bulbi eingehen«, über dieser Stelle aber die Fascien so gelagert sind, dass am Septum perineale die queren Muskelfasern durchaus unterbrochen werden, diese Muskeln folglich hier nicht unpaar sein können. Bei der Beschreibung des tiefen Dammmuskels hat Luschka keine Acht auf die ihn umgebenden Fascien genommen und hat ihn daher nicht genug vom Musculus constrictor vestibuli scheiden können. Diesen Fehler finden wir auch bei F. W. Theile[1], der daher vom M. transversus perinei profundus sagt: »Beim Weibe scheint er ganz mit dem oberflächlichen Dammmuskel vereinigt zu sein.« Dasselbe muss ich auch von Henle[2] sagen, in dessen »Diaphragma urogenitale« Fasern des transversus perinei profundus sich an der unteren Fläche mit den Fasern des M. bulbocavernosus mischen, während sie an der oberen Fläche mit den tiefen, zum Theil von der oberen Aponeurose entspringenden Portionen des M. levator ani zusammenstoßen. So lange bei der Untersuchung der Dammmuskeln nicht die sie umgebenden stark entwickelten Fascien (Aponeurosen der Franzosen) berücksichtigt werden, so lange wird ein Forscher dieser Gegend den andern nicht verstehen und diese Region immer im Dunkel bleiben, daher muss ich verlangen, dass man ganz besondere Acht auf diese Fascien gebe, da nur im letzteren Falle die Untersuchungen hier gut verstanden und kontrollirt werden können.

Wie beim Manne[3], so auch beim Weibe müssen hier drei paarige Dammmuskeln unterschieden werden, wobei hier auch dasselbe Princip beibehalten werden muss, Musculi transversi perinei nur diejenigen Muskeln zu nennen, die zwischen dem Os pubo-ischiadicum und der Mitte des Dammes oder dem Septum perineale gela-

---

[1] S. Th. v. Sömmering, Lehre von den Muskeln und Gefäßen des menschlichen Körpers. Leipzig 1841. pag. 113.

[2] Handbuch d. syst. Anatomie des Menschen. 2. Bd. 2. Lief. Braunschweig 1874. pag. 539.

[3] Arch. v. Reichert etc. 1873. pag. 38.

gert sind und folglich den Damm quer durchschneiden. Aus diesem Grunde und nach dem Verhältnisse dieser Muskeln zu den sie umgebenden Fascien müssen auch hier, wie beim Manne, drei Musculi transversi perinei angenommen werden, ein superficialis, medius und profundus[1].

[1] Bei der Beschreibung der Muskeln am Beckenausgange (C. Fr. Th. Krause's Handbuch d. menschl. Anatomie — neu bearbeitete Auflage von W. Krause, Hannover, 1880. III. Bd. pag. 151) und namentlich des M. transversus perinei superficialis, sagt W. Krause: »Zwei verschiedene Muskeln pflegt man unter diesem Namen zu beschreiben. Der eigentliche wird von dem oberflächlichen Blatt der Fascia perinei eingewickelt, welches Blatt den M. ischiocavernosus bekleidet und entspringt von dem genannten Blatte unterhalb (der medialen Seite) des Tuber ischii. Derselbe wurde zuerst von Tiedemann abgebildet, von Theile (1841 für ein aberrirendes Bündel des M. sphincter ani externus gehalten, von Kohlrausch richtig geschildert, von Lesshaft dagegen als seltene Varietät (9 %) beschrieben, während er in Wahrheit viel häufiger vorkommt.« In Wahrheit ist leicht zu beweisen, dass Herr W. Krause über Sachen urtheilt, die er nicht kennt, und dass er unwahre Zahlen anführt. Bei meiner Beschreibung (Archiv 1873, pag. 39) des M. transversus perinei superficialis Gruber sage ich deutlich: »Diese Bündel befinden sich immer unter (bei vertikaler Stellung des Menschen) der Lamina superficialis Fasciae ano-perinealis propriae.« Vordem sage ich, dass diese Muskelbündel in der tiefen Lage der Fettschicht sich befinden, dass sie von der die untere Fläche des Sitzknorrens bedeckenden Fascie beginnen, als conditio sine qua non, zum Septum perineale gehen etc. Alles das passt durchaus nicht auf Kohlrausch's Beschreibung, der in seiner Monographie (pag. 44) den M. transversus perinei superficialis auct. (= medius Gruber) und profundus anführt und darauf den von Santorini abgebildeten, von Girardi, Winslow, Cuvier etc. (Alles bei Kohlrausch und mir [pag. 48] angeführt) beschriebenen Musculus erector accessorius Kohlrausch (oder Caput accessorium des M. bulbo-cavernosus mihi) mit folgenden Worten beschreibt: »Unser erector accessorius dagegen entspringt muskulös vom Tuber ischii, hinter dem erector penis, aber mit demselben so genau verbunden, dass sein Muskelbauch jenem innig anliegt und an dessen innerer Seite eine Strecke weit nach vorn verläuft. Dann erst wendet sich der Muskel allmählich zur Mitte, ohne jedoch einen eigentlichen queren Verlauf anzunehmen, wie die transversi, und dringt seitlich unter die Muskelfasern des Accelerator ein und heftet sich an den seitlichen Umfang des Corpus cavernosum urethrae.« Herr W. Krause hat also verwechselt den M. transversus perinei superficialis mihi, von dem Theile (pag. 112) sagt, dass er: »eine Zeit lang der Meinung war, dass man drei Dammmuskeln annehmen müsse«, und den vielleicht Tiedemann abbildet, mit dem M. erector accessorius von Kohlrausch. Von diesem letzteren Muskel sagte ich aber (pag. 49), dass er in 120 Fällen 51mal existirt, folglich in 42,5 %, wovon 34mal (28,33 %) beiderseitig und 17mal (14,16 %) einseitig. Wohin die von W. Krause angeführten 9 % gehören, weiß ich nicht, da in meiner Untersuchung diese Zahl nicht existirt und die Häufigkeit des Vorkommens des M. transversus perinei superficialis mit 7,74 % der Fälle (pag. 39) bestimmt ist.

1) Musculus transversus perinei superficialis.

Wenn an der Existenz dieses Muskels so viel gezweifelt wird, so ist es nur dadurch zu erklären, dass er so selten vorkommt und sehr

---

Überhaupt sieht man, dass Herr W. KRAUSE in der Muskulatur des Beckenausganges sehr unbewandert ist und mit Zahlen sich wenig abgiebt, da er die letzten sogar falsch wiedergiebt. Vom soeben beschriebenen M. erector accessorius KOHLRAUSCH sagt Herr W. KRAUSE bei der Beschreibung des M. bulbo-cavernosus (Handb. d. menschl. Anatomie. III. Bd. Hannover 1880 pag. 152): »Die mittlere Portion (auch tiefere Lage genannt — folglich M. compressor hemisphaerium bulbi KOBELT — Wollustorgane pag. 16—17) wird durch die oberflächliche von unten her bedeckt, ihre Fasern verlaufen mehr sagittal ?; sie inseriren sich an die unteren und lateralen (???) Flächen des Corpus cavernosum urethrae. Mit dieser Portion hängen die Muskelfasern zusammen, welche der M. transversus perinei superficialis oder medius an den M. bulbocavernosus abgiebt; sie bilden häufig (35%? — Hinweisung auf meine Untersuchung im Archiv 1873, pag. 49) einen gesonderten M. ischio-bulbosus. Derselbe entspringt vom Tuber ischii, geht an das Corpus cavernosum urethrae 14 bis 20 mm vor dem Bulbus urethrae und darf nicht mit Bündeln des M. transversus perinei profundus, die von beiden Seiten her sich oberhalb des Bulbus urethrae kreuzen, verwechselt werden, ist auch dem M. ischio-bulbosus beim Weibe nicht homolog.« Hier ist Alles unverständlich oder sogar unmöglich: der Muskel hängt mit der mittleren, tiefen Portion des M. bulbocavernosus zusammen, die den Bulbus urethrae bedeckt, geht dabei 14 bis 20 mm vor diesen Bulbus, darf nicht mit Bündeln des M. transversus perinei profundus verwechselt werden, die sich oberhalb des Bulbus kreuzen etc. Die Zahl 35% existirt bei mir nicht, pag. 49 kommt bei mir, wie schon gesagt, 42,5% heraus. Den M. pubo-cavernosus (pag. 152) des Menschen, von dem KOBELT (l. c. pag. 29) mit Recht bewiesen hat, dass er der vorderen Portion des M. bulbo-cavernosus angehört, stellt er wieder als gesonderten Muskel dar, wirft ihn dabei mit den bulbo-cavernosus beim Kaninchen und den M. compressor venae dorsalis penis HOUSTON zusammen, man sieht, Herr W. KRAUSE hat auch die Litteratur dieser Gegend schlecht studirt! Sogar beim Kaninchen giebt Herr W. KRAUSE die Insertion des M. levator ani ungenau an, er sagt: »Insertion: Peripherie des Rectum« (Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1868 pag. 177): Insertion von 1 bis 5 Vertebrae coccygeae. Der von Herrn W. KRAUSE levator urethrae genannte Muskel scheint ihm auch sehr unklar zu sein. Pag. 534 (Handb. II. Bd. 1879) nennt er ihn M. levator urethrae s. pubourethralis s. Wilsoni s. Pars urethralis m. levatoris ani und sagt: »Derselbe ist das vorderste, mediale Bündel des M. levator ani etc.; einige Seiten weiter (pag. 538) meint er: »Diese sogenannte Pars urethralis des M. levator ani ist aber keineswegs mit dem M. levator urethra identisch, denn sie liegt unterhalb des tiefen Blattes der Fasciae perinei und repräsentirt nichts weiter als eine Varietät. Ihre lateralen Bündel sind dieselben, welche nach HENLE zuweilen eine Verbindung zwischen dem M. levator und Sphincter ani herstellen (?!). Als Varietät scheint auch der M. levator urethrae in Form eines

leicht mit der Fettschicht wegpräparirt werden kann. Außerdem werden die Fascien nicht berücksichtigt, während man sich durchaus an sie halten muss, um die Dammmuskeln genau von einander zu unterscheiden. Der M. transversus perinei superficialis liegt unter (bei vertikaler Lage des Menschen) dem oberflächlichen Blatte der Fascia perinei propria und kann beim Manne in so stark entwickelter Form vorkommen, wie er von Broca, Henle und W. Gruber[1]

vollständigen, vom M. levator ani vollständig isolirten Bündels vorzukommen, da Wilson mit dem Plexus pudendalis kommunicirenden Venen, und Lesshaft (1873) eine Fortsetzung der Fascia pelvis zwischen beiden Muskeln gefunden zu haben angeben.« Man sieht, Herrn W. Krause ist in dieser Gegend Alles unklar, er wirft hier Alles durch einander, so dass es schwer zu sagen ist, was er eigentlich hier beschreiben will. Pag. 151 Bd. III 1880 schreibt W. Krause: »Der M. levator urethrae soll öfters in 15% nach Lesshaft fehlen«. Wenn der M. levator urethrae Krause dem von mir unter dem Namen des M. constrictor urethrae membranaceae s. constrictor isthmi urethralis entsprechen soll, so würde ich Herrn W. Krause auffordern anzugeben, wo ich diese Procente anführe? Auf pag. 17, wie er anführt, ist nichts davon gesagt. Der von mir beschriebene Muskel kommt, so viel ich weiß, immer vor! — Vom M. transversus perinei profundus sagt Herr W. Krause (Handb. III. Bd. pag. 151): »Dieser Muskel liegt zwischen dem oberflächlichen und tiefen Blatte der Fascia perinei, nach Lesshaft aber oberhalb des letzteren: er soll in 4% bei mir pag. 42 einseitig in 4,44%) fehlen. Dies ist scheinbar der Fall, wenn die genannten Muskeln sehr blass und dünn sind, auch bei fettreichen Leichen ?; dann sind sie aber wenigstens mikroskopisch nachweisbar. Maclise war der Ansicht, dass die Mm. levator urethrae, urethralis transversus, transversi perinei superficialis und profundus, nebst dem M. ischio-bulbosus ein zusammenhängendes System bilden, in welchem der eine oder der andere dieser Muskeln, oder letztere sämmtlich öfters fehlen können und sucht daraus die vermeintlich nutz- und endlosen Discussionen über dieselben zu erklären. In Wahrheit finden sich keine wesentlichen Differenzen und verschieden ist nur die Leichtigkeit der Präparation, die durch reichliches Fettgewebe, blutgefüllte Venen, Abmagerung und Schwäche der Muskeln allerdings beträchtlich erschwert zu werden vermag. Hiernach ergiebt sich, dass die angeführten Procentzahlen kein Vertrauen verdienen, weil — offenbar unter dem Einfluss einer durch Gruber veranlassten Präparation — als M. transversus perinei medius künstlich abgetrennte hintere Bündel des M. transversus perinei profundus mitgezählt worden sein dürften.« In Wahrheit erstehen alle diese »nutz- und endlosen Discussionen« daher, weil, um zu urtheilen, Kenntnisse der Sache unbedingt nöthig sind. Das, was ich beschrieben habe (Arch. 1873), habe ich auf Aufforderung in Leipzig am gegebenen Kadaver präparirt und demonstrirt und bin immer bereit, bei jeder Gelegenheit dasselbe zu wiederholen. Alles das, was ich beschreibe, kann ich an der Leiche zeigen.

[1] Arch. f. path. Anatomie, Physiologie und klinische Med. v. R. Virchow. 1876. Bd. LXVII. Hft. 3. pag. 353—357 und 1876. Bd. LXVIII. Hft. 2. pag. 287 bis 290.

beschrieben worden ist, und wie ich ihn unlängst auf beiden Seiten angetroffen habe, so dass man an seiner Existenz nicht zweifeln kann. Beim Weibe habe ich diesen Muskel in 74 Fällen einmal auf beiden Seiten gesehen, 5mal auf einer Seite, davon 3mal rechts und 2mal links. Überhaupt kam dieser Muskel beim Weibe in 8,10% der Fälle vor.

Lage. Bei der Präparation dieses Muskels muss man eben so wie beim Manne verfahren. Um seine Lage und Verhältnis zur Umgebung zu erhalten, wird ein Hautschnitt von der Basis des Os coccygis längs der Mitte der Regio glutea nach vorn zum Schamberg geführt. Ein zweiter Hautschnitt beginnt vom vorderen Theil des Afters quer nach außen, hinter dem Sitzknorren bis zum ersten Schnitt. Parallel dem zweiten Schnitt wird vorsichtig nach vorn präparirt, in der Fettschicht unter (bei aufrechter Stellung) der Lamina superficialis der Fascia perinei propria kann man den Muskel finden; er liegt hier zwischen der Unterfläche des Sitzbeinknorrens und dem untern Theile des Septum perineale.

Ursprung. Der Musculus transversus perinei superficialis beginnt beim Weibe, eben so wie beim Manne, mit sehnigen Fasern von der die untere Fläche des Sitzknorrens bedeckenden Fascie, entsprechend dem vorderen oder mittleren Theile des Knorrens, oder auch in der Fettschicht selbst, von dem ihr als Stütze dienenden Maschengewebe.

Verlauf. Die sehnigen Ursprungsfasern gehen bald in Muskelfasern über, die sich quer zur Mitte des Dammes, vor den After richten. Der Muskelbauch ist gewöhnlich flach, man kann an ihm eine obere und untere Fläche, einen vorderen und hinteren Rand unterscheiden.

Insertion. Im Bindegewebe, welches die untere Fortsetzung des Septum perineale bildet, wo sich beim paarigen Muskel die Fasern an beiden Seiten begegnen und verflechten. Außerdem verflechten sich hier die Fasern des M. transversus perinei superficialis mit den oberflächlichen (subcutanen) Fasern des M. sphincter ani externus.

Größe. Die Länge des M. transversus perinei superficialis beträgt von 6,5 bis 8,7 cm. Seine Breite von 4 bis 6,5 mm, und seine Dicke von 1,5 bis 2 mm.

Der von mir beim Manne mit gut entwickelter Muskulatur beobachtete M. transversus perinei superficialis anomalus war paarig, links etwas stärker entwickelt als rechts. Er liegt beiderseitig unter (vertikale Stellung) der Fascia glutea und mit dem größten Theile

unter der Fascia perinei propria: mit $^2/_3$ der Länge in den Regiones gluteae und mit $^1/_3$ in der Dammgegend. Die Muskeln entspringen sehnig von der unteren Fläche der Fascia glutea, nahe am unteren Rande des M. gluteus maximus. Die breite Sehne geht jederseits bald in stark entwickelte Muskelbäuche über, die spiralig gekrümmt zuerst längs des unteren Randes des M. gluteus maximus bis zum Sitzknorren, wo sie vom Rande des Gesäßmuskels nach vorn abweichen und längs des vorderen Theiles dieses Knorrens zur Mitte des Dammes sich begeben. Links breitet er sich aus und endigt am Septum perineale und an der unteren Fläche der Lamina superficialis portionis perinealis, fasciae ano-perinealis propriae, außerdem gehen noch Bündel zur unteren Fläche der Portion dieser Fasciae die den M. sphincter ani externus und Levator ani (auct.) bedecken. Rechts theilt sich das sehnige Ende in drei sehnige Bündel, von welchen das innere (vordere) Fascikel am Septum perineale endigt, und sich hier mit den Fasern des Muskels der anderen Seite verflicht, das hintere an die den vorderen Rand des Cavum ischio-rectale bedeckende Fascie, endlich das mittlere stärkste Bündel nach oben sich zum vorderen Theile des Sphincter externus und der Lamina profunda der Fasciae perinei profundae vertieft. Die Länge des linken Muskels ist 11 cm, seine Breite 1,4 cm, seine Dicke 6,5 mm: die Länge des rechten Muskels ist 10,5 cm, seine Breite 1,2 cm, seine Dicke 6 mm. Rechts existirt außerdem ein M. transversus perinei medius, profundus und ein Caput accessorium M. bulbo-cavernosi. Der M. transversus medius und das Caput accessorium sind vom anomalen Muskel durch die Lamina superficialis der Fascia perinei propria geschieden und der M. transversus perinei profundus über der Lamina profunda dieser Fascie gelagert, von der er auch vom anomalen Muskel getrennt ist. Auf der linken Seite ist nur der M. transversus perinei profundus vorhanden, der durch die Fascia perinei propria vom anomalen Muskel geschieden ist.

2) **Musculus transversus perinei medius** (s. superficialis auct.).

Der Musculus transversus perinei medius ist beim Weibe öfter zugegen, als der superficialis, aber er scheint hier seltener vorzukommen wie beim Manne. Nach den von mir gemachten Untersuchungen fehlte dieser Muskel in 80 angemerkten Fällen: beiderseitig 19mal (23,75%), auf einer Seite war nichts vorhanden 36mal (45%), und namentlich fehlte er rechts 25mal (31,25% und

links 11 mal (13,75%). Im Ganzen fehlte er folglich 55mal, d. h. in 68,75%.

Lage. Dieser Muskel ist, eben so wie beim Manne, quer zwischen den aufsteigenden Sitzbeinästen und dem Septum perineale gelagert. Unter ihm liegt die Lamina superficialis, über ihm die Lamina profunda der Fascia perinei propria. Diese Blätter verbinden sich längs des hinteren Randes des Muskels und bilden die Portio analis Fasciae ano-perinealis propriae. Der Muskel beginnt über und hinter dem Ursprunge des M. ischio-cavernosus. Die hier verlaufenden Gefäße und Nerven verhalten sich zu diesem Muskel eben so wie beim Manne, und er ist, eben so wie beim Manne, durch die Lamina superficialis Fasciae perinei propriae vom M. transversus, perinei superficialis, und durch die Lamina profunda vom M. transversus perinei profundus geschieden.

Ursprung. Beim Weibe ist dieser Muskel mehr fächerförmig und platt, besonders in seinem äußeren Theile. Er beginnt mit sehnigen Fasern von der Innenfläche des aufsteigenden Sitzbeinastes, hinter und über dem Ursprunge des M. ischio-cavernosus. Außerdem entspringen seine Fasern noch von der unteren Fläche der Lamina profunda der Fascia ano-perinealis propria, längs einer bogenförmigen Linie zwischen den Mm. ischio- und bulbo-cavernosi. Die Länge dieser Linie kann bis 1,6 und sogar 2,1 cm betragen.

Verlauf. Die am stärksten entwickelten Muskelfasern, in die die kurzen sehnigen Fasern sogleich übergehen, richten sich quer nach innen zum Septum perineale. Nach vorn wird der Muskel platter und dünner und besteht hier manchmal aus schiefen Fasern, die koncentrisch zwischen den Mm. ischio- und bulbo-cavernosi gelagert sind und sich alle zur Mittellinie zwischen der Scheide und dem After begeben. Am Bauche dieses Muskels kann man eine untere und obere Fläche, einen vorderen und hinteren Rand unterscheiden.

Insertion. Die Fasern des Musculus transversus perinei medius endigen, eben so, wie beim Manne, am Septum perineale, d. h. am Binde- und elastischen Gewebe, welches zwischen den M. bulbocavernosus und Sphincter ani externus gelagert ist und welches nach oben zur Fascia recto-vaginalis übergeht. — Hin und wieder gehen Fasern dieses Muskels in den einen oder anderen dieser Muskel über, oder verflechten sich mit ihren Fasern, was öfters geschieht.

Größe. Die Länge dieses Muskels ist, wie ich früher (Arch. 1873. pag. 42) angegeben habe, 5,4—5,8 cm, Minimum 4,4 bis

4,8 cm, Maximum 6,4 — 6,8 cm. Seine Breite variirt, ist in der Mitte 6 mm, kann hier aber bis 1,6—1,8 cm steigen. Die Dicke ist 2,5 — 3 mm, und kann im hinteren Theile bis zu 4 — 5 mm steigen.

3) Musculus transversus perinei profundus.

Unter diesem Namen fasst Henle[1] die mannigfaltigen Muskelzüge zusammen, welche zwischen den beiden Aponeurosen des Diaphragma urogenitale verlaufen oder, mit anderen Worten, in Verbindung mit diesen Aponeurosen das Diaphragma urogenitale konstituiren«. Zwischen diesen mannigfaltigen Muskelzügen muss man die hinteren aus quergestreiften Muskelfasern bestehenden Bündel als M. transversus perinei profundus ausscheiden, da nur diese Fasern zum Septum perineale gehen und daher nur diese Bündel als transversi perinei angesehen werden können. Bei möglichst genauer Untersuchung erwies sich, dass in 78 Fällen dreimal dieser Muskel auf beiden Seiten nicht als quergestreifter Muskel konstatirt werden konnte, also in 3,84%. Vierzehnmal fehlte der Muskel auf einer Seite und zwar 8mal links und 6mal rechts, folglich in 18%, oder es fehlt dieser Muskel überhaupt in 21,8%. In den Fällen, wo der transversus perinei profundus nicht existirte, war der medius vorhanden und stark entwickelt.

Lage. Um den M. transversus perinei profundus zu sehen und seine Lage zu bestimmen, präparirt man den M. transversus medius, bulbo- und ischio-cavernosi und die über diesen Muskeln liegende starke Lamina profunda Fasciae perinei propriae. Dann trennt man den M. ischio-cavernosus mit der Wurzel des Corpus cavernosum clitoridis vom Knochen ab und legt beides nach vorn zurück. Darauf durchschneidet man die Lamina profunda quer durch, vor dem vorderen Rande des M. transversus perinei medius und parallel mit diesem Rande. Dann durchschneidet man die Lamina profunda sagittal, längs der Fasern des M. bulbo-cavernosus und schlägt die Fascie als Lappen nach vorn und außen zurück. Über diesem so zurückgeschlagenen Blatte sieht man jetzt Venengeflechte, die von Bindegewebe und glatten Muskelfasern umgeben sind; über der Lamina profunda, entsprechend dem unter ihr gelagerten M. transversus perinei medii, findet man gewöhnlich quergestreifte Muskelbündel,

[1] Handb. II. Bd. 2. Lief. 1874. pag. 538.

die zwischen dem Aste des Sitzbeins und der oberen Fortsetzung des Septum perineale gelagert sind. Nach außen und vorn findet man Muskelbündel, die sich zur vorderen Wand der Vagina, zwischen sie und die Harnröhre begeben, — das ist der M. transversus vaginae Führer's. Nach innen und vorn sieht man den oberen Theil der Bartholin'schen oder Cowper'schen Drüse und die Seitenwand der Scheide. Über dem Muskel stößt man, nach außen, auf die Art. pudenda interna, nach innen besonders auf Venengeflechte. Hinter dem M. transversus perinei profundus verbindet sich die Fascia recto-vaginalis mit der Lamina profunda Fasciae perinei propriae. Dieser Muskel ist nach oben und außen vom M. levator ani auct. vollständig gesondert durch einen absteigenden Fortsatz der Beckenfascie, von dem ich später reden werde.

Ursprung. Der M. transversus perinei profundus beginnt an der Innenfläche des aufsteigenden Sitzbeinastes, an der Stelle der Verbindung dieses Astes mit dem Ramus descendens pubis, oder sogar auch von letzterem. Einige Fasern scheinen von der oberen Fläche der Lamina profunda Fasciae perinei ihren Ursprung zu nehmen. Die Arteria pudenda interna liegt gewöhnlich über dem Ursprungstheil dieses Muskels.

Verlauf. Die Fasern des M. transversus perinei profundus gehen quer nach innen, hinter der Scheide, sie bilden entweder einen cylindrischen Bauch, oder sind nach außen fächerförmig; im letzteren Falle sammeln sich die Fasern alle zum hinteren Theile der Scheide. Man kann gewöhnlich an diesem Muskel eine obere und eine untere Fläche, einen vorderen und hinteren Rand unterscheiden. Je weiter nach innen (zur Scheide), desto mehr divergiren quergestreifte Muskelfasern, die sich zur vorderen Wand der Scheide zwischen sie und die Harnröhre richten, und die dem M. transversus vaginae gehören. Am Seitenrande der Scheide bleiben zwischen diesen verschieden gerichteten Muskelbündeln Venengeflechte (Plexus urethro-vaginalis) und glatte Muskelfasern, die hier meist sagittal, zwischen den einzelnen Theilen der Venengeflechte verlaufen, und vielleicht zur leichteren Entleerung dieser Geflechte beitragen.

Insertion. Die paarigen Muskelfasern begegnen sich hinter der Scheide, verflechten sich hier theilweise mit einander und endigen, indem sie sich in der Lamina profunda fasciae perinei propriae verlieren und namentlich an der Stelle der Fascia recto-vaginalis, die hier in diese Lamina profunda übergeht. Diese Stelle entspricht dem Septum perineale

und ist dessen obere Fortsetzung. Einige Fasern gehen in das schwammige Gewebe über, welches hier zur Wand der Scheide gehört.

Größe. Die Länge des M. transversus perinei profundus ist bei Weibern 4,2—4,6 cm, das Minimum 3,4 cm, das Maximum steigt bis 5,1—5,3 cm und sogar 5,5 cm. Die Breite ist 5—6 mm, Minimum 3—4 mm, Maximum 8—9 mm. Die Dicke ist 2,5—3 mm, Maximum 3,5—4 mm. Der Muskel beginnt in einigen Fällen breit und verschmälert sich in der Richtung zu seiner Insertion, kam aber auch, eben so wie beim Manne, mit entgegengesetzten Größenverhältnissen vor. Im Ganzen ist dieser Muskel beim Weibe schwächer ausgesprochen als beim Manne.

Wirkung. Die Hauptwirkung der Mm. transversi perinei besteht wohl darin, dass sie am Septum perineale ein Punctum fixum erzeugen. Überhaupt müssen diese Muskeln wie bei den Kontraktionen des M. sphincter externus, so auch des M. bulbo-cavernosus und constrictor vaginae wirken. Dass diese Muskeln in ihrer Entwicklung und im Vorkommen so variiren, ist wohl zu erklären durch den verschiedenen Grad der Entwicklung der hier gelagerten Schließmuskeln des Darmes und Geschlechtsausganges, die ebenfalls in dieser Hinsicht stark variiren. Die Musculi transversi perinei schließen eine starke Spannung der Fascie aus, die, als wenig elastisches Gewebe, sich im letzteren Falle leicht ausdehnen und dann weniger Widerstand erzeugen würde.

Die M. transversi perinei profundi scheinen außerdem auf die Bartholin'schen oder Cowper'schen Drüsen einen Druck auszuüben. Diese Wirkungen kann man sich aus der Lage und dem gegenseitigen Verhältnisse der Muskeln zu den Schließmuskeln und den hier liegenden Drüsen leicht erklären. Die Wirkung der Mm. transversi perinei wird deutlicher, wenn man die, später unten zu beschreibenden Fascien dieser Gegend berücksichtigt.

Musculus transversus vaginae.

Wie oben schon angeführt ist, beschreibt Führer einen M. transversus vaginae, den er dem M. transversus urethrae beim Manne analog hält. Das ist aber, so viel ich gesehen habe, nicht so, da auch beim Weibe der M. transversus urethrae existirt, und eben so wie beim Manne vor der Harnröhre, über den Corpora cavernosa clitoridis endigt. So viel ich gesehen habe, ist der M. transversus vaginae, oder transversus urethro-vaginalis, ein beständiger Muskel, der in

70 von mir angemerkten Fällen nur 17mal einseitig sehr schwach entwickelt war (10mal rechts und 7mal links).

Lage. Der M. transversus vaginae liegt über (vertikale Stellung der Lamina profunda Fasciae perinei profundae, im sogenannten Diaphragma urogenitale Henle. Es ist schwer mit Henle dieses Diaphragma anzunehmen, das hieße die Sache in einen Knäuel binden, einen Namen darauf schreiben und sie ununtersucht lassen. Über der Lamina profunda liegt, wie schon gesagt, der M. transversus perinei profundus; vor ihm, zwischen der Beckenwand und dem Raume zwischen der vorderen Wand der Scheide und der Harnröhre, findet man den aus quergestreiften Fasern bestehenden M. transversus vaginae. Gleich über ihm ist der M. constrictor urethrae gelagert. Vor ihm am Schambogen, sich nach vorn und über die Harnröhre richtend, liegen die Fasern des M. transversus urethrae. Die Räume zwischen diesen Muskeln sind durch Venengeflechte ausgefüllt, zwischen welchen überall glatte Muskelfasern eingelagert sind. Wenn man von vorn die Synchondrosis pubis sagittal in der Mitte durchschneidet, die Ossa pubis zur Seite legt, den hier gelagerten Plexus venosus impar durchschneidet und dann gerade bis zur Harnröhre dringt und sie von vorn öffnet, so kann man hinter der Harnröhre Muskelfasern sehen, die zwischen den Schamknochen und der vorderen Wand der Scheide liegen. Bei dieser letzteren Präparationsmethode trifft man zur Seite und vor der Harnröhre zuerst auf den M. transversus urethrae und, nachdem man ihn zur Seite gelegt hat, auf den M. transversus vaginae. Ich habe diese Methode zu Kontrolluntersuchungen angewendet.

Ursprung. Der Muskel beginnt schräg von der Innenfläche des absteigenden Schambeinastes, über der Art. pudenda interna, vor dem Anfang des M. transversus perinei profundus. Über dem Ursprunge dieses Muskels befestigt sich am Knochen der Processus descendens internus der Fascia pelvis.

Verlauf. Vor dem M. transversus perinei profundus und hinter den Fasern des M. transversus urethrae gehen die Bündel des M. transversus vaginae nach vorn und innen zur vorderen Wand der Scheide nach hinten von der Harnröhre. Der Muskel ist gewöhnlich platt, mit einem vorderen und hinteren Rande, einer oberen und unteren Fläche. Er ist von Venengeflechten und glatten Muskelfasern umgeben und liegt nach innen unter dem M. constrictor urethrae.

Insertion. Die Fasern dieses Muskels verflechten sich vor der Scheide mit den unteren Fasern des M. constrictor urethrae, mit

dem schwammigen Gewebe der vorderen Wand der Scheide nach unten bis zur oberen Fläche der Lamina profunda Fasciae perinei propriae. Hier begegnen und verflechten sich die Fasern der Muskeln von beiden Seiten.

Größe. Die Länge des M. transversus vaginae ist 1,8—2,0 cm, sie kann ein Maximum von 2,6—2,7 cm erreichen, und als Minimum 1,2—1,3 cm lang sein. Die Breite ist 4—4,5 mm und kann bis 5 mm steigen. Die Dicke ist 2,5—3 mm.

Wirkung. Erzeugt ein Punctum fixum zwischen der Scheide und Harnröhre, während der M. constrictor urethrae die Harnröhre seitlich komprimirt. Ohne dieses Punctum fixum müssten die Mm. constrictores urethrae die Harnröhre nach vorn zur Synchondrosis pubis ziehen und würden sie nicht komprimiren können.

M. transversus urethrae.

Dieser Muskel ist beim Weibe schwach entwickelt und scheint oft zu fehlen: ich habe ihn unter 70 Fällen eigentlich nur 12 mal genau verfolgen können (folglich in 17 % der Fälle). Um den Muskel zu finden durchschneidet man die Synchondrosis pubis, zieht die Knochen zur Seite und präparirt um das Ligamentum arcuatum pubis am vorderen Rande der Lamina profunda der Aponeurosis perinei propria. Oft weiß man nicht recht ob man obere Fasern des M. ischio-cavernosus vor sich hat, oder ob es Fasern des M. transversus urethrae sind. Der erstere Muskel liegt unter dieser Lamina profunda und der letztere über ihr, nur dadurch sind die Muskeln zu unterscheiden. Hier kommen auch glatte Muskelfasern vor, welche die Untersuchung auch erschweren. Überhaupt kann ich den Zahlen über das Vorkommen der zwei letzteren Muskel (Mm. transversus vaginae et urethrae) keine besondere Bedeutung geben, da ich nicht immer bestimmt entscheiden konnte, ob ich zwei selbständige, mit quergestreiften Fasern versehene Muskelkörper vor mir hatte, oder ob es nur glatte Muskelfasern waren. Eine mikroskopische Untersuchung ist nicht immer möglich, wenn das Präparat nicht frisch genug ist: außerdem kann bei der Zergliederung der Muskel leicht zerstört und nicht erkannt werden. — In solchen Fällen wurden die Präparate nicht gezählt.

Lage. Der Musculus transversus urethrae liegt, eben so wie beim Manne, über der Lamina profunda Aponeurosis perinei proprii, zwischen der Innenfläche des absteigenden Schambeinastes und der

vorderen, oberen Wand der Harnröhre. Unter dem Muskel ist die Art. pudenda interna et dorsalis clitoridis gelagert. Über dem inneren Theil des Muskels liegt der M. constrictor urethrae und nach außen von ihm ein Venenplexus, der Plexus venosus urethro-vaginalis.

Ursprung. Vor dem M. transversus vaginae beginnt der transversus urethrae, vom inneren Theile des Randes des Ramus descendens pubis, über der Anheftung der Lamina profunda Aponeurosis perinei profundi; in einigen Fällen entsprangen auch Fasern von der oberen Fläche der Aponeurose selbst.

Verlauf. Die Fasern des Muskels gehen nach innen und vorn, über die Art. dorsalis clitoridis, wo der Muskel sich verbreitert, indem seine Fasern divergiren und sich zum vorderen (oberen) Theile der Harnröhre richten.

Insertion. Vor der Harnröhre begegnen sich die paarigen Muskelfasern, verflechten sich in einander, theilweise verlieren sie sich hier zwischen den Wänden des Venenplexus, einige scheinen über die Vasa dorsalia clitoridis, unter dem Lig. arcuatum pubis hervorzukommen und in der Fascia clitoridis zu endigen.

Größe. Die Länge des M. transversus urethrae beträgt 1,7 bis 1,8 cm, Max. 20,5 mm, Min. 11—14 mm. Die Breite dieses Muskels ist in der Mitte 3,5 mm, Max. 8 mm (einmal), Min. 2,5 bis 3 mm. Seine Dicke ist 2—2,5 mm.

Wirkung. Beim äußeren Fixirungspunkte dieses Muskels muss er bei seiner Kontraktion die Wände des Venenplexus spannen und vielleicht auch, eben so wie er beim Manne die Vena dorsalis penis komprimirt, die Fascia clitoridis spannen und dadurch zur Erection des Gliedes beitragen.

Musculus bulbo-cavernosus.

Beim Weibe wird dieser Muskel unter verschiedenen Namen beschrieben, als M. constrictor cunni s. compressor bulborum vestibuli, s. orbicularis vaginae, s. sphincter cunni etc. Ich glaube, dass der beim Manne gebrauchte Name dieses Muskels wohl auch beim Weibe bleiben kann; dadurch wird auf die zwischen diesen Muskeln bestehende Analogie hingewiesen und der Muskel in Hinsicht seiner Lage am besten bezeichnet. Bei einer genaueren Untersuchung dieses Muskels beim Weibe kann er, eben so wie nach G. L. Kobelt[1]

[1] Männliche und weibliche Wollustorgane. Freiburg i. Br. 1844. pag. 16.

beim Manne, in einen M. constrictor radicis clitoridis und einen M. compressor bulbi proprius gesondert werden. Der von Bourgery[1] als »Transverse du perinée« beschriebene Muskel ist wohl nur eine Anomalie, die dem Caput accessorium M. bulbo-cavernosi s. M. ischio-bulbosus Cuvier beim Manne entspricht[2].

Lage. Der Musculus bulbo-cavernosus liegt beim Weibe zwischen dem Septum perineale und der Clitoris auf der Außenfläche des Bulbus urethrae (s. vestibuli s. Corpus cavernosum urethrae Henle und der Glandula Bartholini. Seine Fasern gehen sagittal von vorn (oben) nach hinten (unten). Seine Außenfläche ist von der Lamina superficialis aponeurosis perinei propriae bedeckt. Über dem Muskel ist die Lamina profunda dieser Aponeurose ausgespannt. Wenn Luschka diesen Muskel als »unpaarig« pag. 13 bezeichnet, so ist das wohl als Druckfehler anzusehen, da aus seiner Beschreibung dieser Muskel sich als paarig erweist, was er auch wirklich ist.

Ursprung. Der M. bulbo-cavernosus s. compressor bulborum vestibuli beginnt zwischen dem After und dem Vestibulum vaginae vom Septum perineale, wo er sich mit den Fasern des Afterschließers verflicht, wobei einige Fasern dieses letzteren Muskels gerade in die Fasern des M. bulbo-cavernosus übergehen. Außerdem entspringen noch Fasern von der unteren Fläche der Lamina profunda der Aponeurosis perinei propria, in der Richtung vom Septum perineale zum aufsteigenden Sitzbeinaste. Luschka sagt (pag. 14), dass er: »niemals gefunden hat, dass der Ursprung von einem medianen Sehnenstreifen des Dammes geschieht«. Weiter meint er: »An den inneren Rand dieses Muskels M. compr. bulb. vest. legt sich eine schmale Fortsetzung von Fleischfasern an, welche aus der vor dem After eingetretenen Durchkreuzung von Bündeln des Sphincter ani externus hervorgegangen ist, während sich an seinen äußeren Rand ein Bündelchen begiebt, das sich von dem vorderen Rande des Musc. transversus perinei superficialis abgelöst hat.« Wo diese Muskeln sich kreuzen und in einander übergehen, da ist eben das Septum perineale, und es fällt schwer bestimmt zu sagen, ob ein gegebenes Muskelbündel hier am Septum beginnt, oder eine Fortsetzung anderer Muskel ist. Die von der Lamina profunda entspringenden Muskeln beginnen meistens mit Sehnenfasern.

---

[1] Anatomie descriptive. Appareil de Relation. T. II. Paris 1852. pag. 63. Pl. 165 Fig. 2.

[2] Siehe meinen Aufsatz Archiv f. Anatomie, Phys. etc. 1873. pag. 48.

Verlauf. Die Bündel dieses Muskels richten sich nach vorn (oben), bedecken als dünne, breite Schicht die Bartholin'sche Drüse und den Seitentheil des Corpus cavernosum urethrae (s. Bulbus urethrae s. Bulbus vestibuli) bis zum vorderen Ende dieses Theils. Hier theilen sich die Muskelbündel, die unteren (bei vertikaler Stellung) gehen weiter nach vorn und oben, zur Seitenfläche und zum Rücken der Corpora cavernosa clitoridis (das wird also ein M. constrictor radicis clitoridis sein); die oberen gehen nicht weiter, sondern reichen nur bis zur Stelle, wo sich das Corpus cavernosum urethrae und das Corpus cavernosum clitoridis an einander lagern.

Insertion. Die unteren Fasern (vordere Portion Kobelt, oberflächliche Portion Luschka) befestigen sich theilweise an der Seitenfläche der Corpora cavernosa clitoridis, theilweise endigen sie an der unteren (inneren) Fläche der Fascia clitoridis, über den hier verlaufenden dorsalen Gefäßen und Nerven. Eine platte, dünne Sehne, wie sie hier Kobelt beschreibt (l. c. pag. 49), habe ich nicht gesehen, eben so wenig als Muskelbündel, die gegen den Mons Veneris aufstiegen. Die letzteren Bündel des M. bulbo-cavernosus habe ich in einem Falle beim Manne angetroffen. Sie gingen als Fortsetzung des M. constrictor radicis penis an beiden Seiten der Corpora cavernosa penis zum Lig. suspensorium penis und endigten hier, nach oben bis zur Synchondrosis pubis reichend. Die oberen Fasern (hintere Portion Kobelt, tiefere Portion Luschka) endigen, indem sie in die Faserhaut des Corpus cavernosum urethrae übergehen und sich zwischen den angrenzenden Theilen des Corpus cavernosum clitoridis und urethrae verlieren, indem ihre Sehnenfasern zwischen den hier befindlichen Venennetzen endigen. — Die von Kobelt beschriebene bandförmige Sehne habe ich hier nicht gesehen, auch nicht die von Luschka angegebene Aponeurose, zu der die Fasern mit dem entsprechenden Gebilde der anderen Seite zusammenfließen sollen (l. c. pag. 14), nur scheinen die Sehnenfasern beider Seiten zwischen den Venen in einander überzugehen.

Größe. Die Länge des M. bulbo-cavernosus ist rechts gewöhnlich etwas größer als links, rechts 6,9 — 7,5 cm (Max. 8,6 cm), links 6,5 — 6,8 cm (Max. 7,7 cm). Die Breite ist von 1,3 cm (links) bis 1,4 cm (rechts), Max. 1,6 cm. Seine Dicke ist 2 (links) bis 2,5 mm (rechts), Max. 3,5 mm.

Wirkung. Der M. bulbo-cavernosus komprimirt wohl das Corpus cavernosum urethrae und drängt es nach innen, aber als Schließer der Scheide kann er doch nicht angesehen werden, da das Cor-

pus cavernosum urethrae hauptsächlich das untere Ende der Harnröhre umlagert und daher erigirt und von außen komprimirt, vielleicht die Harnröhre unten schließt, aber nicht die Scheide. Nach Luschka ist der Muskel »hauptsächlich dazu bestimmt, durch Kompression derjenigen Venen, über welchen seine sehnigen Enden ausgebreitet sind, die Füllung des Schwellapparates zu sichern«.

M. constrictor vestibuli s. sphincter vaginae.

Bei der Stute, Hündin, Katze, dem Schweine und Kaninchen beschreibt Kobelt[1] einen wahren M. constrictor vestibuli, »welcher das Vorhofsrohr in seiner ganzen Länge mit koncentrischen Lagen meist derber und quergestreifter Muskelbündel umgiebt, die oft äußerlich noch von Längsfasern überdeckt sind und mit dem Compressor bulbi gar nicht verglichen werden können«. Luschka[2] beschrieb diesen Muskel auch beim Weibe und schlug vor ihn hier »M. constrictor cunni profundus« zu nennen, während er den M. bulbo-cavernosus als constrictor cunni superficialis bezeichnet. Der von J. D. Santorini »Muliebris urethrae depressor« genannte und abgebildete Muskel kann selbst nach der Beschreibung Luschka's nicht als Theil des M. constrictor vestibuli angesehen werden, da er, wie auch Luschka sagt, als dünnes Muskelstratum »zwischen M. ischio-cavernosus und Constrictor cunni auf der sogenannten Aponeurosis perinealis liegt«. Beim Weibe scheint dieser Muskel vor Luschka nicht beschrieben zu sein. Er ist nicht immer gut zu bestimmen, ist oft so blass, dass er von dem ihn umgebenden Gewebe nicht zu unterscheiden ist. Am besten scheint er bei Weibern, die nicht geboren haben, entwickelt zu sein: bei diesen habe ich den Muskel immer gefunden, wenn er auch nicht immer gleich gut entwickelt ist. Der Musculus constrictor vestibuli ist mit keinem anderen Muskel zu verwechseln und seiner Lage nach genau von allen übrigen Muskeln der äußeren Genitalorgane zu unterscheiden.

Lage. Der M. constrictor vestibuli liegt beiderseits nach innen vom Corpus cavernosum urethrae und der Bartholin'schen Drüse, er umfasst die äußere Wand der Scheide und theilweise das untere Ende der Harnröhre. Er ist unter der Lamina profunda aponeurosis perinei gelagert und reicht mit seinen oberen Fasern bis zur tiefen Schicht

[1] Wollustorgane. pag. 53.

[2] Die Muskulatur am Boden des weiblichen Beckens. Wien 1861. pag. 15.

dieser Perinealaponeurose. Über diese Aponeurose scheinen die Fasern dieses Muskels nicht hinaus zu gehen. Nach hinten sind sie bis zum Septum perineale zu verfolgen, nach vorn bis zur inneren Wand des vorderen Mitteltheils des Corpus cavernosum urethrae. Nach innen vom Muskel ist der unter der Perinealaponeurose gelagerte Theil der Scheide, und theilweise auch der Harnröhre gelagert. Der Muskel ist somit leicht von jedem anderen Muskel zu unterscheiden.

Ursprung. Die Fasern des Muskels beginnen hinter der Scheide, am Septum perineale, einige Fasern scheinen an der hinteren Wand der Scheide zu entstehen. Ein Zusammenfließen des unteren (hinteren) Abschnittes des Muskels mit dem vorderen Rande des M. transversus perinei profundus, wie es Luschka beschreibt, habe ich nicht gesehen, eben so habe ich nicht gesehen einen Übergang von Muskelbündeln vom transversus perinei profundus zum M. constrictor, was nach Luschka »nicht selten« vorkommen soll. Diese Muskeln sind durch die Lamina profunda der Perinealaponeurose von einander geschieden und daher ist ein Übergang oder Zusammenfließen zwischen ihnen schwer.

Verlauf. Der Muskel wird nach vorn (oben) breiter und bedeckt als Muskelschicht die äußere Wand des unteren Endes der Scheide, nach innen von der Bartholin'schen Drüse und dem Corpus cavernosum urethrae. Er wird an der Seitenwand von dem Ausführungsgange der Drüse durchbohrt. Nach vorn reicht der Muskel bis zur vorderen Wand der Scheide und den Seitentheilen der Harnröhre.

Insertion. Am vorderen Theile der Scheide angelangt, endigen die Muskelbündel im Gewebe, welches den hinteren (unteren) Umfang der Harnröhre mit der Scheide verbindet und in der vorderen Wand der Scheide. Einige Bündel gehen weiter nach vorn (oben, in vertikaler Stellung) und inseriren sich vor (über) der Harnröhre an der inneren Wand des Corpus cavernosum urethrae. — Ringförmig das untere Ende der Scheide umgebende Bündel habe ich nicht finden können; so viel ich sie verfolgen konnte endigen sie vor (über) und hinter (unter) der Scheide und scheinen an dieser Stelle nicht ringförmig in einander überzugehen. Nach Luschka liegt der obere (vordere) Theil des Muskels: »unter der so eben an die hintere Seite des Schoßgelenkes tretenden Vena dorsalis clitoridis«. Nach dem was ich gesehen habe, ist hier noch weit bis zu dieser Vene, da ich den Muskel nach vorn (oben) vom Corpus cavernosum urethrae nicht verfolgen konnte.

Größe. Die Länge der Muskelbündel ist 6,4 cm, Min. 4,6 bis 4,7 cm, Max. 7,4 cm. Die Breite in der Mitte des Muskelkörpers (von oben nach unten) ist 4,5—5 mm, Max. 10 mm. Die Dicke der Muskelschicht, in der Mitte gemessen, ist 1,5 — 2 mm. Rechts scheint die Länge des Muskels von 6—8 mm mehr zu sein als links.

Wirkung. Der M. constrictor vestibuli muss die Scheidenöffnung und den Scheidenvorhof verengern. Vielleicht können die vorderen Bündel durch ihre Kontraktion die innere Wand des vorderen Abschnitts des Corpus cavernosum urethrae anspannen und dadurch das untere Ende der Harnröhre komprimiren.

M. ischio-cavernosus.

Bourgery[1] theilt diesen Muskel beim Weibe in einen äußeren und inneren, den äußeren nennt er »M. ischio-clitoridien«, den inneren »M. ischio-cavernosus«. Den ersteren Muskel beschreibt er folgendermaßen: »Parallèle à l'ischio-caverneux, il nait de l'ischion au devant de ce dernier, sur la face externe du quel il reste accolé. Ses fibres musculaires, très longues, suivent la direction du corps caverneux et se terminent sur un petit tendon plat qui s'insère au-dessus de l'extremité libre du clitoris.« Auf Tafel 105 ist der Muskel scharf vom M. ischio-cavernosus geschieden und nach außen von ihm gelagert. Unverständlich ist daher, wenn G. Kobelt[2] von diesem Muskel sagt: »Gewiss ist die Muskelpartie, welche Bourgery als einen dritten und neuen Muskel der Clitoris zwischen dem Scheidenschnürer und Ischio-cavernosus gefunden haben will, nichts Anderes als die hintere Portion des constrictor cunni.« Hierauf folgt bei ihm die eben angeführte Beschreibung des Muskels von Bourgery und die Hindeutung auf die Abbildung des Muskels. — In der Beschreibung ist wörtlich gesagt: »sur la face externe« vom ischio-cavernosus, nur dass bei Bourgery die Insertion »au dessus de l'extremité libre du clitoris« angegeben wird, während wir bei Kobelt »au dessous« lesen, was wahrscheinlich Kobelt irre geführt hat. Luschka[3] hat augenscheinlich sein Citat bei Kobelt genommen, macht daher denselben Fehler in seiner Folgerung.

Ich glaube, dass kein Grund vorliegt den ischio-cavernosus zu

[1] Anatomie descriptive. Appareil de Relation. T. II. Paris 1852. pag. 64. Planche 105 Fig. 2—5.

[2] Wollustorgane l. c. pag. 49.

[3] Die Muskulatur am Boden etc. pag. 15.

theilen und einen besonderen »M. ischio-clitoridien« anzunehmen, die Verhältnisse sind hier ganz gleich wie beim Manne, die Muskelbündel sind durchaus nicht so scharf von einander geschieden, wie es Bourgery abbildet und er führt auch keine Verschiedenheit der Funktionen an, die eine Theilung nothwendig machen könnte.

Die Lage und der Ursprung des M. ischio-cavernosus sind wie beim Manne, und weichen von der gewöhnlichen Beschreibung dieses Muskels in den Handbüchern nicht ab. Die stärksten und längsten Bündel verlaufen längs der äußeren Fläche der Wurzel des Corpus cavernosum clitoridis. — Die übrigen kürzeren Bündel sind unten und innen längs dieser Wurzel gelagert und gehen bald in Sehnenfasern über, die mit der Albuginea des Schwellkörpers verschmelzen.

Es endigen die äußeren Muskelbündel am Rücken der Corpora cavernosa, wo sie in Sehnenfasern übergehen und bis zu der Stelle reichen, wo die paarigen Schenkel zusammenkommen und das Corpus clitoridis bilden. Dass »nicht ganz beständig«, wie Henle[1] sagt, »ein Theil der am meisten lateralwärts gelegenen Bündel des M. ischio-cavernosus mit gleichartigen Bündeln der entgegengesetzten Seite in einer Aponeurose zusammentrifft, welche den Rücken der Clitoris bedeckt«, habe ich nicht gefunden. So viel ich gesehen habe, gehen die Muskelfasern alle in die Albuginea clitoridis über, ich habe nicht gefunden, dass Fasern des M. ischio-cavernosus in eine die Clitoris bedeckende Aponeurose übergehen sollten. Eben so gehen, so viel ich gesehen habe, die inneren und unteren Fasern in die Albuginea der Schenkel der Clitoris über, und auch hier habe ich nicht Bündel auffinden können, die sich in die Sehnenhaut verlieren, die Henle Lig. transversum pelvis bezeichnet hat, wie es Henle ebenfalls beschreibt (pag. 538). Die Sehnenfasern der letzten Muskelbündel sind meist spiralig zum Rücken der Clitoris gerichtet.

Größe. Die Länge der Muskelbündel ist im äußeren Theile am größten und ist 6,7—7—8 cm, Minimum 3,2 cm, Mittel 5,5 bis 6 cm, im unteren und inneren Theile ist die Länge der Bündel 2,3 bis 2,4 cm. Die Breite am Ursprunge des Muskels 7—10 bis 15 mm, Min. 4,5 mm. In der Mitte des äußeren Theiles ist oft eine sehnige Inscription zu sehen.

Die Wirkung des M. ischio-cavernosus besteht in Hebung des Corpus clitoridis während der Erection. Die Muskelbündel richten

[1] Handb. der systemat. Anatomie d. Menschen. 2. Aufl. II. Bd. 2. Lief. 1874. pag. 537.

sich mit ihren Sehnenfasern zur Rückenfläche des weiblichen Gliedes, müssen daher bei Schwellung des cavernösen Gewebes des Gliedes es nach oben richten. Wie bekannt bilden die vorderen Schenkel der kleinen Schamlefzen das Praeputium und Frenulum clitoridis. Es ist nicht schwer sich durch Injektion am Kadaver zu überzeugen, dass bei Füllung der Corpora cavernosa-clitoridis das weibliche Glied anschwillt und sich nach oben richtet, wobei die Nymphen im vorderen Theile aus einander gehen und so trichterförmig den Eingang zur Scheide öffnen. Wenn man am Lebenden die Wirkung des M. ischio-cavernosi noch hinzufügt, eben so wie die Schwellung der etwas höher gelagerten Corpora cavernosa urethrae, so muss dieser Trichter sich noch stärker ausbilden.

Caput accessorium M. bulbo-cavernosi s. M. ischio-bulbosus Cuvier.

Diese Muskelanomalie kommt beim Weibe eben so vor wie beim Manne und ist unter verschiedenen Namen beschrieben worden. Bourgery[1] nennt sie, wie ich schon oben gesagt habe, »transverse du perinée«. Kobelt[2] sagt vom M. constrictor cunni (s. bulbo-cavernosus), dass seine Bündel oft weit aus einander gespreitzt sind, so dass »die äußeren den aufsteigenden Ast des Sitzbeines berühren«; auch E. H. Weber, J. C. Rosenmüller[3] u. A. gedenken des vom Ramus ascendens ossis ischii kommenden Bündels. Luschka führt M. J. Weber an und meint, dass nach Weber diese Bündel in der Regel vorkommen. H. Luschka sagt bei Beschreibung des M. compressor bulbo vestibuli (pag. 14), dass ihm »bis jetzt kein Fall vorgekommen ist, in welchem der Muskel vom aufwärts steigenden Aste des Sitzbeines ausgegangen wäre«, während er (pag. 15) von Bourgery's Muskel (M. ischio-clitoridien) übereinstimmend mit Kobelt meint, dass der Muskel »weiter nichts ist, als die hintere, tiefer liegende Portion des Constrictor cunni«. Aus alle dem ist zu sehen, dass Luschka die Muskeln hier nicht genau genug unterschieden hat. Wenn er M. J. Weber anführt, so hat er unberücksichtigt gelassen, dass der von diesem Forscher beschriebene M. constrictor

[1] Anatomie descriptive. T. II. 1852. pag. 63. Pl. 105 Fig. 2.

[2] Wollustorgane pag. 48.

[3] J. C. Rosenmüller's Handb. d. Anatomie. 4. Auflage. Leipzig 1828. pag. 252.

cunni wohl schwerlich existirt, da seine Insertion von Weber[1] so angegeben wird: »Befestigt sich, indem er den Eingang der Scheide umgiebt, an dem entgegengesetzten aufwärts steigenden Sitzbeinast.«

So viel ich gesehen habe, ist dieser anomale Kopf des M. bulbocavernosus mit keinem anderen Muskel zu verwechseln. Der M. transversus perinei medius geht zum Septum perineale, der ischio-cavernosus zum Corpus cavernosum clitoridis; dieser Kopf geht vom Ramus ascendens ischii zum Corpus cavernosum urethrae, wo er sich, wie beim Manne, den Fasern des M. bulbo-cavernosus anschließt. Er liegt immer unter der Lamina profunda der Fascia perinei propria. In 80 angemerkten Fällen war er 11mal beiderseitig vorhanden (13,75 %), er existirte gar nicht in 23 Fällen (28,75 %), nur linkerseits in 32 Fällen (40 %), nur rechterseits in 14 Fällen (17,50 %).

Die Länge des Muskels beträgt von 4,5—6 cm (Min. 3,5, Max. 6,2 cm); seine Breite ist von 7—12 (bis 23) mm.

M. constrictor urethrae.

In seiner Abhandlung über die Muskulatur am Boden des weiblichen Beckens sagt Luschka (pag. 17): »Was zuerst den Musc. pubo-urethralis anlangt, so hat James Wilson, der vermeintliche Entdecker »of two muscles surrounding the membranous part of the urethra«, seine Angaben und seine Abbildung ausschließlich nur auf das männliche Geschlecht bezogen und ich finde bei ihm auch nicht eine Andeutung, durch welche auf die weibliche Harnröhre hingewiesen würde. Gleichwohl sind von den meisten Autoren Wilson's Angaben, die sie meist gar nicht einmal durch selbständige Untersuchungen geprüft haben, ohne Weiteres auch auf das Weib übertragen worden.«

Bei J. Wilson[2] lesen wir: »In the female, muscles are also found having exactly similar attachments to the pubes as there described in the male, the descend and separate on the urethra, and I have more than once traced them round it. They are situated between the levatores ani and sphincteris vaginae.« Aus diesen

[1] Vollst. Handb. d. Anatomie d. menschl. Körpers. Bonn 1839. Bd. I. pag. 450.

[2] Medico-chirurgical Transactions. V. I. 2. edition. London 1812. A description of two Muscles surrounding the membranous part of the urethra. Read Dec. 13. 1808. pag. 179.

Worten ist deutlich, dass Wilson den von ihm beim Manne beschriebenen Muskel auch beim Weibe gesehen hat.

Genauere Untersuchungen sind beim Weibe über diesen Muskel, so viel ich weiß, nicht gemacht worden. Luschka leugnet die Existenz eines Wilson'schen Muskels beim Manne ab und nimmt eine obere und untere horizontale Schicht des constrictor isthmi urethralis wie J. Müller an[1]. Beim Weibe meint er, dass »die der weiblichen Harnröhre eigene, quergestreifte, dem Willenseinfluss unterworfene Muskulatur sehr unbedeutend ist«. Sie besteht aus quer verlaufenden, nur sehr lose zusammenhängenden Bündelchen, welche den oberen Umfang und die Seiten der ganzen Harnröhre umziehen und sich ohne scharfe Grenzen zwischen den organischen Muskelfasern verlieren. »Die quergestreiften Muskelbündel, sagt er weiter, inseriren theils da an der vorderen Wand der Scheide, wo der festere Zusammenhang derselben mit der Harnröhre beginnt, theils verlieren sie sich vereinzelt in dem Gewebe der für Scheide und Harnröhre gemeinschaftlichen Wand.« Auf dieser selben Seite meint Luschka: »Jene dünne muskulöse Zwinge der Harnröhre vermag diese durch Anpressen an die vordere Wand der Scheide zum Verschluss zu bringen. Sie entspricht dem Stratum superius des M. constrictor isthmi urethrae des Mannes, während das dem letzteren noch zukommende Stratum inferius, so wie das Stratum circulare der Harnröhre des Weibes gänzlich fehlen.« Luschka beschreibt hier eine »muskulöse Zwinge« der weiblichen Harnröhre und meint, dass sie nun dem Stratum superius der männlichen, »muskulösen Zwinge« entspricht. — Nun ist aber das Stratum inferius wohl nichts Anderes als der M. transversus perinei profundus beim Manne, den Luschka beim Weibe eben so wie die anderen Autoren beschreibt[2].

[1] Die Muskulatur am Boden des weibl. Beckens etc. pag. 18.

[2] In der letzten Zeit ist ein Aufsatz von Dr. M. Holl erschienen: Über den Verschluss des männlichen Beckens. Archiv f. Anat. und Phys. Jahrg. 1881. Anat. Abth. H. IV und V. Leipzig 1881. pag. 225—271. Dieser Aufsatz scheint hauptsächlich darauf gerichtet zu sein, die in der Litteratur herrschende große Verwirrung über die Fascien und Muskeln des Ausgangs des männlichen Beckens zu lichten und durch die, wie H. Holl sagt: »treffenden Ausdrücke« von Langer: »Diaphragma pelvis proprium und Diaphragma pelvis accessorium« zu ersetzen. Die Verwirrung zu lichten ist nicht so leicht und glaube ich, dass H. Holl oft Neues sieht, was nur als Berichtigung oder Ergänzung angenommen werden kann. So meint H. Holl pag. 253: »mit diesen (M. Wilsoni Namen werden von den Autoren andere Muskelbündel beschrieben, als Wilson im Sinne hatte; C. Krause, Arnold, C. Hoffmann, Gün-

Nach den vorgenommenen Untersuchungen erweist sich, dass der M. constrictor urethrae beim Weibe eben so existirt, wie beim Manne, nur ist er beim Weibe schwerer darzustellen, da er von Venenge-

---

THER, LESSHAFT, W. KRAUSE«. Bei allen diesen Autoren wird der M. Wilsoni mit dem M. levator ani auct. zusammengeworfen, wie ich (Archiv l. c. pag. 33) es von ARNOLD angeführt habe. — Ich führe die Beschreibung dieses Muskels von WILSON an und suche nachzuweisen, dass ein M. Wilsoni wirklich existirt, nur mit der Berichtigung, dass er (l. c. pag. 34): »von den Wänden des Venengeflechtes des Labyrinthus venosus SANTORINI und von dem diesem Geflechte eng anliegenden und bis zur Synchondrose reichenden Bindegewebe beginnt«. H. HOLL meint dagegen, dass ich andere Muskelbündel beschreibe, als WILSON im Sinne hatte. Am Präparate ist nicht schwer sich zu überzeugen, dass zwischen der Pars membranacea urethrae und der Synchondrose ein großer Venenplexus liegt und jeder Muskel, der von der Synchondrose zu diesem Theile der Harnröhre geht, durchaus in irgend einem Verhältnisse zum Venenplexus sein muss, worauf auch ich hinweise. Ich finde keinen Grund, wegen dieser Berichtigung den Muskel als einen neuen anzusehen. Ich würde dadurch die existirende Verwirrung nur vergrößern. Was die Ausdrücke von LANGER anbelangt, so ist dadurch noch lange nicht Alles aufgeklärt und nachgewiesen und warum sollte der Ausdruck: »Diaphragma pelvis accessorium« besser sein, als das von HENLE gegebene »Diaphragma urogenitale«? Auf jeden Fall wird der letztere Ausdruck bezeichnender sein. Nun aber besteht wie das Diaphragma pelvis, so auch das Diaphragma urogenitale aus Theilen, deren Funktion nicht nur in Occlusion des Beckenausganges besteht, sondern noch specielle Verhältnisse und Bedeutung für die Urogenitalorgane hat. Diese Verhältnisse und ihre Bedeutung müssen doch auch aufgeklärt werden. Eben so wie das Diaphragma pelvis aus den Mm. sphincteres ani inferius et superius und den tiefer liegenden Mm. levatores ani besteht, muss auch das Diaphragma urogenitale untersucht und seine einzelnen Bestandtheile bestimmt werden. Es ist leicht diese Theile als Ganzes zu demonstriren, aber durchaus nicht so einfach die Einzeltheile zu isoliren und zu zeigen, und wo möglich ihre Bedeutung nachzuweisen. In dieser Hinsicht finde ich nichts bei H. HOLL; sogar die Abbildungen sind schematisch und denen von HENLE ähnlich. In einer speciellen Arbeit müssten doch die Abbildungen originell sein, da sie doch das zeigen sollen, was vom Autor gefunden und aufgeklärt wird. Der Verschluss des männlichen Beckens von H. HOLL erscheint als Bestätigung des von LANGER beschriebenen, mit besonderer Accentuirung der von ihm gebrauchten Ausdrücke. Die Bedeckungen des Diaphragma proprium und accessorium lassen sich sehr schwer theilen und so trägt diese Beschreibung wohl nicht zur Lösung der hier herrschenden Verwirrung bei. Die obere Bedeckung des Diaphragma proprium soll die von mir beschriebene Beckenfascie (Fascia pelvis) sein. »Sie entspringt, schreibt H. HOLL (pag. 260), längs einer Linie, die den unteren Rand der Symphysis ossium pubis mit der Spina ischii verbindet; diese Ursprungslinie manifestirt sich durch bogenförmig eingewebte Sehnenstreifen als sogenannter Arcus tendineus.« Wenn man das Bauchfell von den Seitenwänden der Beckenhöhle ablöst, es bis zur Harnblase und Rectum verfolgt und dann an diesen Organen abschneidet, so stößt man auf eine derbe fibröse Membran, die alle zwischen den Seitenwänden und den Eingeweiden lie-

flechten und glatten Muskelfasern umgeben ist. Am besten ist er zu finden, wenn man die Synchondrosis pubis, nebst Harnröhre und Scheide in der Mittellinie durchschneidet, die Schleimhaut der Harnröhre ablöst und dann von innen nach außen präparirt. Nur bei dieser Präparation kann man den Muskel immer finden, bei der Präparation von außen nach innen, findet man hier so viel Venenäste und glatte Muskelfasern, dass man mit diesen Theilen leicht auch die Fasern des zu untersuchenden Muskels entfernt. Wenn der Muskel auf einer Seite zu fehlen scheint, so trifft sich das nur bei der Präparation von außen nach innen; in solchen Fällen findet man den Muskel immer auf der anderen Seite, sobald man nur von innen nach außen nach dem Muskel sucht. Auf Grund meiner Untersuchungen ist der M. constrictor urethrae beim Weibe, eben so wie beim Manne, konstant und erweist sich wie folgt:

Lage. Der M. constrictor urethrae ist beim Weibe, in Hinsicht seiner Verhältnisse zur Harnröhe und seiner Wirkung, dem beim Manne beschriebenen analog. Er ist zu beiden Seiten der Harnröhre gelagert, seine Bündel gehen sagittal von vorn nach hinten. Nach vorn setzen sich die Fasern des Muskels mittelbar bis zur Synchondrosis pubis fort; hier ist auch, wie beim Manne, ein Venenplexus gelagert, der sich zu beiden Seiten des Muskels nach hinten zu den Vorder- und Seitenwänden der Scheide begiebt und hier stark ausgeprägt ist. Über dem Muskel befindet sich die Harnblase, unter ihm die Mm. transversus urethrae et transversus vaginae. Hinter ihm die Scheide. Von den Mm. transversi vaginae et urethrae ist er durch eine dünne Membran gesondert. Unter den beiden eben

---

genden Theile von oben bedeckt und an der man unmöglich irgend wo einen linearen Ursprung, wie es H. Holl beschreibt, finden kann. Wenn die obere Bedeckung des Diaphragma proprium der Pars visceralis fasciae pelvis Hyrtl entspricht, so ist das Verhältnis dieser Bedeckung zu den Beckenwänden nicht gegeben und eine ganz unbestimmte Grenze dieser Bedeckung angeführt. Der Arcus tendineus kann wohl schwer als Grenzlinie angenommen werden, da man sich leicht überzeugen kann, dass er nicht mit dem Anfange des M. levator ani auct. zusammenfällt, dieser Muskel höher von der Außenfläche der Beckenfascie seinen Anfang nimmt und folglich ein Theil des Muskels von der sogenannten Pars parietalis fasciae pelvis Hyrtl beginnt. Die von mir gegebene Beschreibung der Fascia pelvis und ihrer Fortsätze nach innen, erkenne ich bei H. Holl nicht. In meiner Beschreibung der Fascia pelvis ist nirgends gesagt, dass sich diese Fascie »an die Prostata ansetze«, dass dieselbe Fascie »an der Seitenfläche der Prostata abwärts laufen und dann sich an derselben lateralwärts inseriren« soll (Holl l. c. pag. 268). Im Gegentheil ich suche zu beweisen, dass die Fascia pelvis sich nirgends an die Prostata befestige.

genannten Muskeln liegt die Fascia perinei profunda. Nach außen vom seitlichen Venenplexus ist ein Fortsatz der Fascia pelvis ausgespannt, der den Venenplexus nebst dem M. constrictor urethrae vom M. levator ani auctor. scheidet, so dass diese Muskeln auf keinen Fall verwechselt werden können. Die Wand der Harnblase, wo die Harnröhre beginnt und der obere Theil dieser letzteren sind von glatten cirkulären Muskelfasern umgeben (Sphincter vesicae Henle). Die letzteren werden nach unten von animalen, cirkulären Fasern umgeben, die schon in die Bündel des M. constrictor urethrae übergehen.

Ursprung. Zwischen dem vorderen Theile der Harnröhre und der inneren Fläche der Synchondrosis pubis ist ein Venenplexus gelagert, der dem Plexus pubicus impar beim Manne entspricht. Von der Innenfläche des unteren Theils der Synchondrose gehen Bindegewebsfortsätze aus, die mit den Wänden der Venen eng verbunden sind. Von diesen Fortsätzen und den Wänden der Venen beginnen die Fasern des M. constrictor urethrae. Auf Querschnitten kann man die Fasern längs der Bindegewebsfortsätze bis zum Perichondrium der Synchondrose verfolgen.

Verlauf. Die vorn beginnenden Fasern gehen in Muskelbündel über, die sich zu beiden Seiten der Harnröhre lagern, um hinter dieser Röhre sich wieder zu begegnen. Die Fasern divergiren hierbei nach hinten, so dass, der Achse der Beckenhöhle parallel, der vordere Theil des Muskels am kürzesten ist und je weiter nach hinten desto mehr seine Bündel aus einander gehen. Die Bündel bestehen aus blass röthlichen Muskelfasern, die näher zur Harnröhre blassgelblich werden und in blasse, glatte cirkuläre Fasern übergehen, die die Harnröhre umgeben. Nach außen ist der Muskel schwer von den hier gelegenen Venengeflechten zu sondern, hier sind überall glatte Muskelfasern gelagert, welche die Zwischenräume ausfüllen und die Sonderung der Theile sehr erschweren. Die obersten Bündel gehen theilweise zur Seitenwand der Scheide, die übrigen richten sich mehr zu ihrer vorderen Wand. — Die Außenfläche des Muskels rein darzustellen ist schwer und gelingt nicht immer, man verfolgt die Fasern am besten auf Horizontalschnitten, durch die Mitte des Muskels geführt, und bei der Präparation der Harnröhre von innen nach außen, nachdem man die Röhre in der Mitte sagittal durchschnitten hat.

Insertion. Die Fasern des M. constrictor urethrae treffen hinter der Harnröhre zusammen und endigen hier, indem sie sich mit dem Gewebe der vorderen Wand der Scheide verflechten, so-

gleich über der Stelle, wo die Fasern des M. transversus vaginae sich inseriren. Die obersten Bündel kann man oft zur Seitenwand der Scheide verfolgen, wo sie sich verlieren. Überhaupt ist es schwerer die Muskelfasern nach hinten zu verfolgen und genau ihr Verhältnis zur Wand der Scheide zu bestimmen: unter dem Mikroskope finden sich an der Stelle der Insertion meist elastische Fasern, die sich überall zwischen den Venenwänden verlieren, welche in der Wand der Scheide gelagert sind.

Größe. Die Länge des Muskels, in sagittaler Richtung (von vorn nach hinten gemessen) beträgt im Mittel 20—21 mm, das Maximum steigt bis 22 und 25 mm. Minimum der Länge ist 18 mm. Die Länge der oberen Bündel, die zur Seitenwand der Vagina gehen, ist 25 mm und kann bis 30 mm erreichen. Die Breite des Muskels (von oben nach unten, der Beckenachse parallel in der Mitte gemessen ist 13 mm, Maximum 13,5—14 mm, Minimum 11 mm. Die Messung ist von der Seite der Harnröhre aus vorgenommen, bei der Präparation des Muskels von der Mittellinie nach außen. Die Breite des oberen Bündels, welches zur Seitenwand der Scheide geht, ist 5—7 mm. Die Dicke des Muskels, auf Horizontalschnitten bestimmt, ist 2,5—3 mm, Maximum 4 mm. Das obere Bündel, welches zur Seitenwand der Scheide geht, ist in 60 Fällen 20mal gefunden, folglich in 33,3 % der Fälle.

Wirkung. Nach dem Verhältnisse des Muskels zur Harnröhre ist er eben so als Schließer anzusehen, wie beim Manne. Soll der kontrahirte Muskel die Harnröhre schließen, so ist es unbedingt nöthig, dass sein Ursprung und seine Insertion befestigt seien, nur dann können die bogenförmig die Harnröhre umgebenden Fasern geradlinig sich kontrahiren und die zwischen ihnen liegende Röhre schließen. Nach vorn kann man die Fortsetzungen des Muskels bis zur Synchondrose verfolgen, wo ein fixer Punkt gegeben ist. Zum unteren Theile der Insertion des M. constrictor urethrae richten sich die von hinten nach vorn und von außen nach innen gehenden Fasern des M. transversus vaginae. — Bei gleichzeitiger Kontraktion dieser Muskeln wird vor der Scheide ein Punkt fixirt, an welchem und über dem der M. constrictor urethrae sich inserirt. Außerdem werden während der Kontraktion dieses letzteren Muskels die Wände der Venengeflechte gespannt und daher gefüllt.

Resultate.

1) Am unteren Ende des Mastdarms ist die äußere Schicht des M. levator ani auct. als oberer Theil des M. sphincter externus zu unterscheiden. Dieser Theil ist ein Schließ- und kein Hebemuskel, wie ich das schon 1865 nachgewiesen habe. Der obere und untere Theil (M. sphincter ani externus auct.) des M. sphincter ani externi ist beim Weibe gleichmäßig entwickelt, während beim Manne der untere Theil stärker entwickelt ist.

2) Nach innen vom oberen Theil des Schließmuskels des Afters liegt ein eigentlicher Hebemuskel: M. levator ani proprius. Er besteht aus einer vorderen, die Scheide seitlich umfassenden, Portion und aus einer hinteren Steißbeinportion. Beide Portionen gehen zum After, den sie bei ihrer Kontraktion heben. Dieser Muskel ist beim Weibe stärker entwickelt als beim Manne.

3) Die Musculi transversi perinei sind, eben so wie beim Manne, zwischen der inneren Beckenwand und dem Septum perineale gelagert. Sie sind eben so durch Fascienblätter von einander geschieden und von unten nach oben (bei aufrechter Stellung) als superficialis, medius und profundus zu unterscheiden.

4) Der M. transversus perinei superficialis kommt nur als seltene Anomalie vor, der M. transversus medius fehlt beim Weibe öfter als beim Manne, dasselbe ist vom M. transversus perinei profundus zu sagen. Der M. transversus vaginae ist wohl als Theil des M. transversus perinei profundus anzusehen, nur dass er nicht zum Septum perineale, sondern zur vorderen Wand der Scheide geht.

5) Die Mm. transversus urethrae et vaginae beginnen von der Beckenwand und endigen, der erste Muskel vor der Harnröhre, der letzte vor der Scheide. Alle queren Muskeln spannen die Aponeurosen und erzeugen fixe Punkte, die bei der Thätigkeit der Schließmuskeln unbedingt nöthig sind.

6) Der M. bulbo-cavernosus beim Weibe ist dem gleichnamigen Muskel beim Manne analog, er verhält sich eben so, wie beim letzteren, zum Corpus cavernosum urethrae. Die oberen Bündel dieses Muskels gehen gleichfalls zum Corpus cavernosum clitoridis über und können, den männlichen analog, als M. constrictor radicis clitoridis bezeichnet werden. Bei Kontraktion dieses Muskels kann wohl der untere Theil der Harnröhre durch den geschwellten Bulbus urethrae geschlossen werden.

7) Das Caput accessorium M. bulbi-cavernosi s. M. ischio-bulbosus Cuvier kommt beim Weibe eben so wie beim Manne vor und kann hier eben so wenig als selbständiger Muskel angesehen werden.

8) Nach innen von dem Corpus cavernosum urethrae wird der Eingang zur Scheide von einem Muskel umgeben, das ist der M. constrictor vestibuli s. sphincter vaginae. Er scheint bei Frauen, die nicht geboren haben, am besten entwickelt zu sein und ist als Sphincter des Eingangs zur Scheide anzusehen.

9) Die Mm. ischio-cavernosi richten durch ihre Kontraktion die erigirte Clitoris nach oben, wobei die Labii minora aus einander weichen und eine Rinne begrenzen, die zum Eingange der Scheide führt.

10) Der M. constrictor urethrae existirt beim Weibe eben so wie beim Manne und ist schon von Wilson gesehen worden. Er beginnt von dem Stroma des Plexus pubicus impar, umgiebt von beiden Seiten die Harnröhre und endigt hinter der letzteren, bis zur Vorderwand der Scheide reichend. Vom oberen Theil des Muskels gehen oft Muskelbündel zur Seitenwand der Scheide, wo sie sich verlieren. — Der Muskel wirkt hauptsächlich als Schließer der Harnröhre, wobei er die Wände des Venengeflechtes spannt, die vor und zur Seite des Muskels gelagert sind.

Damm- und Beckenfascien.

Vom Bindegewebegerüst, welches zur Verschließung des Ausgangs der Beckenhöhle beiträgt, wird gewöhnlich gesagt, dass es eben so wie beim Manne gelagert ist, nur dass es noch eine Öffnung hat, von der die Scheide umgeben wird. Velpeau[1] sagt von den Dammaponeurosen beim Weibe: »L'aponévrose présente, de plus que chez l'homme, une large ouverture qui circonscrit le vagin. Les deux lames sont peu distinctes en avant. Soutenant le perinée, elle est quelquefois assez forte pour résister longtemps, en empêchant la dilatation de la vulve pendant l'accouchement (Camper) et pour gêner l'introduction de la main dans le rectum ou le vagin (Ch. Bell), surtout chez les femmes qui accouchent pour la première fois (Estor).« Das ist Alles, was er von diesen Aponeurosen beim Weibe mittheilt.

[1] Traité complet d'Anatomie chirurgicale. T. II. Paris 1837. pag. 321.

Eben so wenig findet sich bei Richet[1], Hyrtl[2] etc. Die Damm- und Beckenaponeurosen sind wirklich den männlichen analog, doch sind hier auch Abweichungen, die bestimmt praktisches Interesse haben, und zur genaueren Kenntnis der in dieser Region gelagerten Organe und Theile beitragen können. Darum werde ich besonders auf die Beschreibung derjenigen Theile eingehen, die solche Abweichungen aufweisen und hierbei möglichst dieselben Bezeichnungen der einzelnen Theile beibehalten, die ich bei der Beschreibung der Damm- und Beckenfascien beim Manne angeführt habe.

Eben so wie beim Manne ist auch hier eine Dammfascie oder Dammaponeurose und eine Beckenfascie zu unterscheiden. — Die Dammfascie (Fascia perinea propria s. Aponeurosis perinei) entspricht der unteren (Aponévrose inférieur) und mittleren (Aponévrose moyenne Richet s. Aponévrose ano-pubienne Velpeau) Aponeurose nach Richet; die Beckenfascie (Fascia pelvis) ist die obere Aponeurose nach Richet (Aponévrose superieur s. Fascia pelvis J. Cloquet). Um bis zur Dammfascie zu gelangen muss die Haut, die Unterhaut-Fettschicht (Stratum subcutaneum adiposum) und die darauf folgende Bindegewebsschicht (Lamina profunda strati subcutanei s. Fascia superficialis) abpräparirt werden. Diese letzte Schicht ist eben so wie beim Manne nur längs der Mitte der Region deutlich ausgesprochen. Man kann sie als besondere Membran nur von der Spitze des Steißbeins, in der Umgebung des Afters und der Scheide verfolgen, wobei diese Membran nach vorn als Grundgewebe der großen Schamlippen, der Tunica dartos entsprechend, endigt. Sobald man diese Schichten wegnimmt, so zeigen sich zu beiden Seiten des Afters die mit Fett gefüllten Höhlen, des Cavum ischio-rectale (Fossa ischio-rectale Velpeau, Fossa s. Excavatio perinei Theile).

Die Unterhaut-Fettschicht ist die Fortsetzung dieser Schicht der Gesäßregion, je näher zur Mittellinie desto mehr verliert sich diese Schicht und geht, wie schon gesagt, in eine gut ausgesprochene Bindegewebsschicht über. Ein Fortsatz dieser Fettschicht nach oben füllt das Cavum ischio-rectale aus. In diesen Höhlen sind die einzelnen Fetttheile nicht in ein Gerüst von Bindegewebe gelagert, dessen Zwischenräume mit einander kommuniciren, sondern diese Theile liegen in vollständig geschlossenen Räumen, deren Wände von dünnen Membranen gebildet werden. Man kann sie nach oben

[1] Traité pratique d'Anatomie. 5 édit. Paris 1877. pag. 932—934.
[2] Handb. d. topograph. Anat. 6. Aufl. Wien 1872. pag. 228—230.

bis zur unteren Fläche der Aponeurosis perinei verfolgen, die das Cavum ischio-rectale austapezirt. Je höher nach oben desto stärker sind die Wände dieser Räume ausgesprochen. Diese Fettschicht wird von Gefäßen und Nerven (Vasa haemorrhoidalia inferiora und Nervi haemorrhoidales inferiores) quer durchsetzt.

Die längs der Mittellinie gelagerte Bindegewebsschicht (Fascia superficialis reg. ano-perinealis) ist nur vor der Spitze des Steißbeins selbständig ausgeprägt. Nach außen geht sie in die Fettschicht über, nach vorn umgiebt diese Fascie den After, reicht bis zum eigentlichen Damm und setzt sich weiter in die großen Schamlippen fort, von wo aus sie bis zum Mons veneris und die Inguinalregion zu verfolgen ist. In den Schamlippen bildet diese Fascie die Tunica dartos[1] (Sac dartoïque Broca). Diese Benennung für die Fascia superficialis der großen Schamlippe ist nicht entsprechend, da wie Richet und Sappey richtig beschreiben, sie hauptsächlich aus elastischen Fasern besteht. »Die meisten elastischen Fasern der Tunica dartos (fibres dartoïques), sagt Richet[2], beginnen im Unterhautgewebe des Bauches, in der Umgebung des Annulus inguinalis externus und von den Seitentheilen des Ligamentum suspensorium. Von hier steigen die Fasern hinab zu den großen Schamlippen und begegnen sich hinter diesen Lippen am Damm mit den Fasern der anderen Seite. Die einen Fasern verlieren sich von hier im Unterhautgewebe des Dammes, die anderen gehen zum Schambogen zurück.« Es geht wirklich die Fascia superficialis in das Grundgewebe der Schamlippen über, welches vollständig der Tunica dartos des Scrotum beim Manne entspricht, nur dass es hauptsächlich aus elastischen Fasern besteht und keine glatten Muskelfasern enthält.

Nachdem die Haut, die Unterhaut-Fettschicht und die Fascia superficialis in der ganzen Regio ano-perinealis wegpräparirt sind, entblößt sich die eigentliche Dammfascie, oder Dammaponeurose (Aponeurosis s. fascia ano-perinealis propria), die diese ganze Region einnimmt. Sie ist, eben so wie beim Manne, in einen hinteren, analen Theil (portio analis, Aponévrose ischio-rectale Velpeau) und einen vorderen, perinealen Theil (portio perinealis, Aponévrose périneale proprement dite Velpeau) zu scheiden.

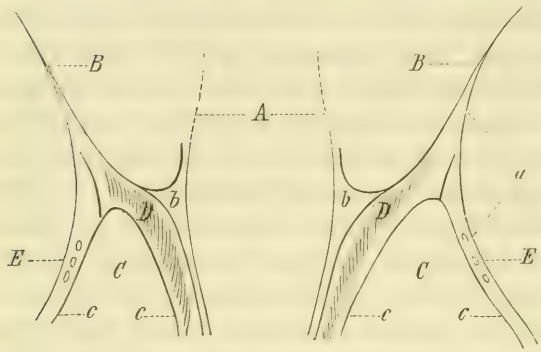
[1] Richet, Traité pratique d'Anatomie médico-chirurgicale. 5. Édit. Paris 1877. pag. 930.

[2] l. c. pag. 930—931.

Portio analis fasciae ano-perinealis propriae s. Aponeurosis analis.

Zu beiden Seiten des Afters sind beim Weibe, eben so wie beim Manne, die konischen Höhlen (Cavum ischio-rectale) gelagert. Sie sind hier geräumiger und mit ihrem Ausgange mehr nach unten gerichtet. Die Wände werden ganz eben so wie beim Manne gebildet. Ganz gleich wie beim letzteren werden diese Höhlen von dem hinteren oder analen Theile der Fascia perinei austapezirt, welche eben so eine Fortsetzung der Fascia glutea ist. Sie ist immer gut entwickelt, im äußeren, aufsteigenden Theile ist sie gewöhnlich stärker als im inneren, absteigenden Theile und verliert sich in der Umgebung des Afters, wo sie mit der Fascia superficialis verschmilzt. An der Außenwand des Cavum ischio-rectale legt sich diese Aponeurose an die Fascia obturatoria, an der Innenwand bedeckt sie den unteren und oberen Theil vom Schließmuskel des Afters (M. levator ani auctorum). Im Allgemeinen ganz wie beim Manne.

Fig. 1.



Hinterer Frontalschnitt.

A Mastdarm, *B* Fascia pelvis, *C* Cavum ischio-rectale, *D* M. levator ani (auct.), *E* Vasa et Nervi pudendi comm., *a* Fascia obturatoria (F. pelvis et Proc. descendens fasc. pelvis externus), *b* Proc. descendens f. pelvis internus, *c* Portio anale apon. perinei prof.

Portio perinealis fasciae ano-perinealis propriae s. Aponeurosis perinealis.

Längs des hinteren Randes des M. transversus perinei medius (superfic. auct.) theilt sich die Dammaponeurose in ein oberflächliches Blatt (Lamina superficialis aponeurosis perinei s. Aponévrose inférieure Richet), welches unter diesem Muskel gelagert ist, und in ein tiefes Blatt (Lamina profunda aponeurosis perinei s. Aponévrose moyenne Richet), welches sich über den M. transversus perinei medius lagert und sich nach vorn zum Arcus pubis richtet. Das oberflächliche Blatt der Perinealfascie liegt unter dem

M. transversus perinei medius, weiter nach vorn bedeckt es den M. ischio-cavernosus und bulbo-cavernosus, zwischen welchen es sich mit dem tiefen Blatte verbindet. Es befestigt sich am Rande des aufsteigenden Sitzbeinastes bis zum absteigenden Schambeinaste. Weiter nach vorn geht dieses Blatt auf die Corpora cavernosa clitoridis über und setzt sich hier unmittelbar an die Fascia clitoridis. Das oberflächliche Blatt ist beim Weibe schwächer entwickelt als beim Manne, man kann aber an ihm doch deutliche Querfasern unterscheiden, die die von der Membran bedeckten Muskelfasern kreuzen. Die Vasa et Nervi perinei, eben so wie die Vasa et Nervi labiales posteriores sind hier wie die analogen Gefäße und Nerven beim Manne gelagert. Dasselbe ist von allen übrigen Gefäßen und Nerven zu sagen, welche in dieser Gegend sich verzweigen.

Das tiefe Blatt der Perinealfascie geht als Fortsetzung der hinteren (oder analen) Portion über den M. transversus perinei medius, an dessen hinterem Rande es sich vom oberflächlichen Blatte abtheilt. Weiter nach vorn von diesem Muskel lagert es sich über die Cowper'sche oder Bartholin'sche Drüse (Glande vulvo-vaginale Richet) und den Bulbus urethrae, so wie über die Muskeln, welche die Drüse und den Bulbus bedecken. Seitlich bedeckt das tiefe Blatt die Wurzel der Corpora cavernosa clitoridis, und die sie umgebenden Mm. ischio-cavernosi. Vorn reicht das Blatt bis zum Lig. arcuatum pubis und zum Rande des aufsteigenden Sitzbeinastes. Es verschmilzt ganz mit der Albuginea des Bulbus urethrae, dem oberen Umfange der Cowper'schen Drüse und dem äußeren Umfange der Scheide, von welcher dieses Blatt über dem Bulbus und der Drüse durchbohrt wird. Mit der Albuginea des Bulbus und der Drüse ist es so verschmolzen, das es nur abgeschnitten aber nicht abpräparirt werden kann.

Vor der Scheide wird das tiefe Blatt von der Harnröhre durchbohrt und entspricht dem vor der Harnröhre gelagerten Theile des tiefen Blattes beim Manne (das sogenannte Lig. triangulare urethrae s. Carcassoni). Es ist schwächer ausgesprochen als beim Manne, doch kann man durchaus nicht sagen wie Richet: »beaucoup moins forte et résistable que chez l'homme«. Vor dem Mastdarme und hinter der Scheide verbindet sich dieses Blatt mit dem gleichnamigen der anderen Seite. Nach unten von dieser Verbindungsstelle findet sich das Septum perineale. Am schwächsten scheint das tiefe Blatt entwickelt zu sein zwischen der Stelle, wo es von der Harnröhre durchbohrt wird und dem Lig. arcuatum pubis. — Über

diesem Blatte liegen die Mm. transversi urethrae. vaginae et perinei profundi — wie wir es später noch sehen werden[1].

[1] Ich muss hier noch eines Aufsatzes von E. Zuckerkandl (Über die Fascia perinei propria. Medicinische Jahrbücher, herausg. v. d. k. k. Gesellschaft d. Ärzte. Jahrg. 1875. Wien 1875. pag. 77—86) erwähnen. H. E. Zuckerkandl klagt, dass in der Anatomie der Mittelfleischfascien: »eine Zerfahrenheit der Anschauungen herrscht, wie in wenigen Punkten der beschreibenden Anatomie«. »Über die Zusammengehörigkeit der einzelnen Theile meint er weiter, und namentlich was die Benennungen anbelangt, giebt es fast so viel Ansichten als Autoren.« Das ist nicht immer richtig, da z. B. bei Velpeau, Denonvilliers, Richet, Sappey, Cruveilhier, Hyrtl, Henle, Quain u. A. die Beschreibungen und Benennungen so weit übereinstimmen, dass man am Präparate das Beschriebene immer nachsuchen und finden kann. Nicht so ist es in einigen speciellen Arbeiten über diese Gegend, was der Aufsatz von Herrn E. Zuckerkandl am besten beweist. Er beschreibt eine Fascia perinei propria und eine Fascia perinei profunda. Von der vorderen Portion der Fascia perinei propria sagt er, dass sie beginnt »an den Vereinigungswinkeln der Corpora cavernosa penis und zwar an deren unteren, dem Bulbus urethrae entgegensehenden und näher liegenden abgerundeten Rändern, verlegt weiter hinten und unter ihrem lateralen Ursprung auf die den Schamwinkel konstituirenden Knochen und reicht stets, getreu die untere Fläche des M. transversus perinei profundus bedeckend, bis an eine durch die Sitzbeinhöcker gezogene Linea inter-ischiadica«.

»Median heftet sich diese Fascie von beiden Seiten an die Albuginea des Bulbus urethrae und bildet, da die Anheftung rings um den Bulbus urethrae stattfindet, derart einen schon von Müller angegebenen sehnigen Rahmen um diesen, dass die größere Partie die Harnröhrenzwiebel unterhalb, eine kleinere oberhalb des sehnigen Rahmens zu liegen kommt.«

»Da die Fascia perinei propria, wie gezeigt, nur den Bulbus urethrae umrahmt, dadurch den Bulbus selbst fixirt, die Pars membranacea urethrae aber hinter dem Bulbus liegt, so folgt aus diesem anatomischen Situs, dass dieser Harnröhrenantheil gar nicht in das Gehege der Fascia perinei propria fällt, zu dieser Fascie in keine unmittelbare Beziehungen tritt, sondern hinter ihr eingehüllt und gestützt von der Fleischmasse des M. transversus perinei profundus liegt.«

Ich habe hier die eigenen Worte des Herrn Zuckerkandl angeführt, um jedem Zweifel entgegenzukommen. Es ist unbegreiflich wie die Pars membranacea urethrae hinter den Bulbus zu liegen kommt und in gar keine unmittelbare Beziehungen zur Fascia perinei propria tritt, welche den Bulbus urethrae umrahmt, ihn fixirt und von den Vereinigungswinkeln der Corpora cavernosa penis bis an eine Linea interischiadica reicht. Die Abbildung (Fig. III) verwirrt den Beschauer noch mehr, *B* soll der Bulbus urethrae sein? Da bei der Beschreibung nichts von der Lage der Organe gesagt wird, so kann begreiflich nur von Verhältnissen gesprochen werden, wie sie sich bei der aufrechten (vertikalen) Lage des Menschen erweisen müssen. Dass bei einer solchen (oder überhaupt irgend welcher Lage) die Harnröhre hinter den Bulbus urethrae zu liegen komme etc. ist wohl schwer am Präparate zu zeigen. Alles das findet

Um jetzt die Beckenfascie zu übersehen, müssen wir die Beckenhöhle von oben untersuchen. Es wird zuerst das Bauchfell von den Seitenwänden der Beckenhöhle abpräparirt und nach innen bis zur Oberfläche der hier lagernden Organe verfolgt, wo es abgeschnitten wird. Mit dem Stiele des Skalpells wird das darüber liegende laxe Bindegewebe weggeräumt und so die Beckenfascie bloßgelegt, die zwischen den Wänden der Beckenhöhle und den darin gelagerten Organen ausgespannt ist.

Die Beckenfascie, Fascia pelvis Cloquet s. Aponévrose supérieure Richet.

Das Verhältnis der Beckenfascie zur Wand der Beckenhöhle ist beim Weibe eben so wie beim Manne. Sie beginnt eben so zu beiden Seiten der Innenfläche der Synchondrosis pubis und des absteigenden Schambeinastes als Lig. pubo-vesicalia, zwischen welchen hier eben so die Fascia pelvis als sehr dünne Membran eine Grube austapezirt. Weiter geht die Fascie von der Innenfläche des horizontalen Schambeinastes ab, bis zur Incisura obturatoria, begrenzt hier mit ihrem Rande die innere Öffnung des Canalis obturatorius von unten und entspringt nach hinten, gleich unter der Linea arcuata, fast bis zur Articulatio sacro-iliaca, welche sie nicht ganz erreicht. Ganz eben so geht sie weiter zum Kreuzbeine, wobei sie die Vasa hypogastrica und die hier gelagerten Nerven bogenförmig umgiebt und Fortsätze zwischen sie sendet. Bis zum unteren Rande der ersten Kreuzbeinöffnung ist der Anfang der Beckenfascie noch gut zu verfolgen, weiter nach innen und unten, zum unteren Rande des zweiten Kreuzbeinwirbels, verliert sie sich ganz und geht, zur Mittellinie angelangt, in laxes Bindegewebe über.

Von den Wänden der Beckenhöhle beginnend, senkt sich die Fascia pelvis nach unten und innen (das ist die sogenannte Pars parietalis fasciae pelvis Hyrtl), eben so wie beim Manne, bis zur Höhe der oberen Fläche der Ligg. pubo-vesicalia, die zwischen den Seitentheilen der Synchondrosis pubis und dem unteren, vorderen Theile der Harnblase gelagert sind und glatte Muskelfasern bedecken, die zum M. detrusor urinae der Harnblase übergehen. Weiter steigt die

sich auch bei Herrn Holl pag. 270. Ich lasse hier die Fascia perinei profunda unberücksichtigt, sonst müsste ich wieder große Citate anführen und verweise daher auf das Original. Es ist schwer am Präparate das wiederzufinden, was bei Herrn Zuckerkandl beschrieben ist.

Fascia pelvis wieder auf und umfasst jetzt den unteren Theil der Harnblase, die Scheide und den Mastdarm, geht längs der Außenfläche dieser Organe nach oben und verliert sich hier im unteren peritonealen Bindegewebe. Dieser aufsteigende Theil ist die Pars visceralis[1] Fasciae pelvis Hyrtl. Im tiefsten und untersten Theile der absteigenden Beckenfascie ist hier auch der Arcus tendineus zu sehen, der von der Mitte des Lig. pubo-vesicale nach hinten und außen zur Spina ischii verläuft. Es unterscheidet sich folglich hauptsächlich die Fascia pelvis beim Weibe dadurch, dass sie die Scheide durchlässt und daher, die Beckenhöhle von oben austapezirend, eine Öffnung mehr als beim Manne enthält. Richet meint, dass sie hier bedeutend schwächer sei als beim Manne (beaucoup plus faible que chez l'homme). Ich habe den Unterschied der Stärke nicht so bedeutend gefunden und glaube sie wenig schwächer als beim Manne ausgesprochen zu sehen. Der absteigende Theil bedeckt von innen den M. obturator externus und von dem unteren Theile seiner Außenfläche beginnt ebenfalls der M. levator ani auct. Alle diese Verhältnisse, eben so wie die im hinteren Theile der Beckenfascie sind wie beim Manne (s. Archiv f. Anat. l. c. pag. 66—68).

Um jetzt die Verhältnisse der Fascia pelvis zu den Dammaponeurosen zu untersuchen, verfährt man ganz eben so wie beim Manne. Man sägt das Becken seitlich[2], durch die Mitte der Tuberositas ischii und der Articulatio sacro-iliaca einer Seite, in sagittaler Richtung. Nach Entfernung des abgesägten Theiles der Beckenwand präparirt man von außen nach innen. Zuerst ist der M. obturator internus zu sehen. Um den Muskel ganz wegzuräumen, wird der aufsteigende Sitzbeinast in der Mitte durchsägt, nach außen zurückgeschlagen und dann der Muskel abpräparirt. Nach Entfernung des Muskels ist die Außenfläche der Beckenfascie und der von ihr nach unten gehende äußere Fortsatz zu übersehen. Dieser Theil

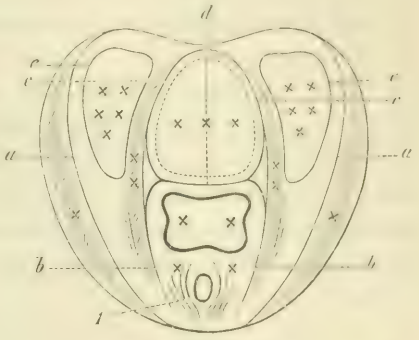
[1] Als Druckfehler findet sich bei mir Pars vesicalis (siehe l. c. Arch. f. Anat. 1873, pag. 67).

[2] Auch hier sind Kontrolluntersuchungen sehr vortheilhaft. Man injicirt hierzu die Gefäße der Beckenhöhle durch die Art. hypogastrica mit einer 15 und 20 %igen Lösung von Chlorzink in Alkohol. Außerdem wird die Harnblase, Scheide und der Mastdarm mit dieser Lösung gefüllt und die bezüglichen Öffnungen umnäht und stark zugezogen. Lasse das Präparat ein oder zwei Tage liegen und säge es dann sagittal durch die Mitte des Beckens. Die Organe der Beckenhöhle werden in der Mitte, auch sagittal mit einem Gehirnmesser möglichst in einem Zuge durchschnitten und dann werden die einzelnen Theile von innen nach außen untersucht. An solchen Präparaten sind die topographischen Verhältnisse der Theile besser, als an gefrorenen oder anders bereiteten Präparaten zu sehen.

der Fascia pelvis, der hier zu übersehen ist, mit dem Fortsatz nach unten, ist die sogenannte Fascia obturatoria, der Fortsatz allein ein Processus descendens externus Fasciae pelvis (*a*).

Spaltet man diesen Fortsatz in der Mitte perpendikulär und legt ihn zur Seite, so sieht man in dem hinteren Theile: die Portio analis fasciae perinei propriae, welche hier das Cavum ischio-rectale einhüllt (*e*) und im vorderen Theile den M. levator ani auct. Entfernt man im hinteren Theile die eben erwähnte Dammfascie, so übersieht man den ganzen M. sphincter ani externus und levator ani auct. Auch diese Muskeln werden weggenommen und es entblößt sich ein zweiter nach unten gehender Fortsatz der Beckenfascie, das ist der Processus descendens internus fasciae pelvis (*b*, *c*). Seine vordere Hälfte (*b*) liegt zur Seite der Scheide und Harnröhre mit den die letztere umgebenden Muskeln und Venengeflechten; seine hintere Hälfte (*c* umfasst den Mastdarm. Spaltet man auch diesen Fortsatz, entsprechend der Mitte der Seitenwand des Mastdarms und der Mitte des Seitentheils der Scheide, löst darauf die Seiten- und die hintere Wand der Scheide, und Seiten- und vordere Wand des Mastdarms von den sie umgebenden Membranen, so bleibt zwischen der Scheide und dem Mastdarme eine frontale Scheidewand, die sich auch als medialer, frontaler Fortsatz der Beckenfascie erweist, Processus descendens medius fasciae pelvis (*d*). Ich werde hier nur kurz diese Fortsätze beschreiben, da sie ganz analog wie beim Manne gelagert sind (s. Arch. f. Anat. etc. pag. 69—72).

Fig. 2.



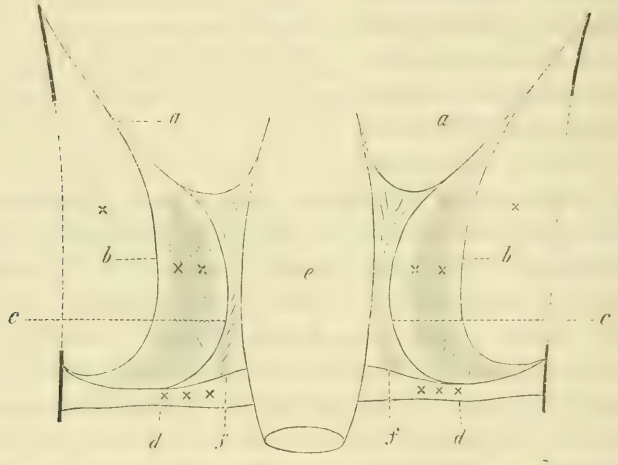
Horizontalschnitt.

a Proc. descend. fasc. pelvis ext. s. f. obtur., *b* Pars ant. proc. desc. int., *c* Pars post. proc. desc. int., *d* Proc. medius, *e* Port. analis apon. per. propr. × M. obturator internus, ×× M. levator ani auct., ××× Rectum, *I.* M. constrictor urethrae, ×××× Vagina, Harnröhre und Venenplexus, ××××× Cavum ischio-rectale.

Der äußere Fortsatz befestigt sich in der ganzen vorderen, unteren und hinteren Umgebung des M. obturator internus und verschmilzt, nach unten und hinten bei vertikaler Stellung, mit dem Lig. spinoso-sacrum und noch mehr nach unten mit dem Lig. tuberoso-sacrum. Zwischen seinem hinteren Theile und der Analportion der Dammfascie liegen die Vasa et Nervi pudendi communis.

Der innere Fortsatz der Beckenfascie (Processus descendens fasciae pelvis internus). Die Beckenfascie geht, wie gesagt, im parietalen Theile nach unten und im visceralen Theile nach oben zu Harnblase, Scheide und Mastdarm. Von der unteren Fläche, der niedrigst gelagerten Stelle, der Fascie geht der innere Fortsatz nach unten und befestigt sich vorn am Schambeine nach innen vom Ursprunge des M. levator ani auct. Im vorderen Theile (Pars anterior) geht er zur Seite der Harnröhre und den sie umgebenden Muskeln und der Scheide, von welchen er durch starke Venengeflechte geschieden ist. Absteigend richtet sich dieser Fortsatz nach unten und dann nach außen, verbindet sich hier theilweise mit dem äußeren Fortsatze, und befestigt sich an der Innenfläche des Ramus descendens pubis und ascendens ischii. Er endigt hier über der Lamina profunda der

Fig. 3.



Vorderer Frontalschnitt.

a Fascia pelvis, *b* Proc. desc. fasc. pelvis extern. *c* Port. ant. proc. desc. fasc. pelv. intern., *d* Lamina prof. port. perin. Apon. perin. propr., *e* Vagina, *f* oberes Blatt des Diaphragma urogenitale, × M. obturator internus, ×× M. levator ani auct., ××× Diaphragma urogenitale (Henle).

Dammfascie, von welcher er durch die M. transversi perinei profundi vaginae et urethrae geschieden ist. Weiter nach hinten, längs des hinteren Randes des M. transversus perinei profundus, verschmilzt dieser Fortsatz mit dem tiefen Blatte der Dammaponeurose und wird hier von den Vasa pudenda et Nervi pudendi communes durchbohrt, die sich unter ihm lagern. Die hintere Hälfte dieses Fortsatzes bedeckt die Seiten- und hintere Wand des Mastdarms und lagert sich hier zwischen den Mastdarm und den vorderen und hinteren Theil

des M. levator ani proprius (mihi). Nach unten verliert sie sich in Bindegewebe zwischen den Mm. sphincteres ani externi (inferior und interni. Dieser Fortsatz ist mit dem Mastdarme durch lockeres zuweilen Fett führendes Bindegewebe verbunden. Sein vorderer Theil ist fest mit den nach innen von ihm gelagerten Venengeflechten verbunden und kann nur mit großer Vorsicht von diesem Geflechte abgetrennt werden.

Der mittlere oder frontale Fortsatz der Beckenfascie, Processus descendens fasciae medius (*d*), geht von dem Theile der Beckenfascie, der zwischen der Scheide und dem Mastdarme gelagert ist, wo man sie gut auf sagittalen Schnitten sehen kann. Von der Mitte der unteren Fläche dieses Theils der Fascia pelvis geht ein Fortsatz nach unten, zwischen der Scheide und dem Mastdarme, bis zur Lamina profunda fasciae perinei, mit welcher der Fortsatz verschmilzt. Zu beiden Seiten geht er eben so zur Innenfläche der Processus descendentes interni über, da wo diese Fortsätze von den Seitenwänden der Scheide zum Mastdarme übergehen. An dem Processus medius kann man eine vordere und eine hintere Fläche unterscheiden: er ist, eben so wie beim Manne, dünner in seiner Mitte und verstärkt sich an den Stellen seiner Verschmelzung mit den seitlichen Fortsätzen. Seine vordere Fläche ist schwerer von der hinteren Wand der Scheide abzulösen, als beim Manne von der Prostata.

Fassen wir jetzt alle die beschriebenen Damm- und Beckenfascien zusammen, so verhalten sie sich folgendermaßen zu den einzelnen Theilen und Organen, die sie umgeben:

1) Zwischen der seitlichen Beckenwand, dem Lig. tuberoso- und spinoso-sacrum, dem absteigenden Theile der Beckenfascie (Pars parietalis fasciae pelvis) und dem Processus descendens externus ist der M. obturator internus gelagert (×).

2) Zwischen den äußeren und inneren Fortsätzen der Beckenfascie liegt im vorderen Theile der M. levator ani auct., im hinteren Theile das Cavum ischio-rectale von der Analportion der Dammfascie umgeben, die Vasa et Nervi pudendi communes, die Mm. sphincter ani externus (oberer Theil) und Levator ani proprius (··).

3) In der vorderen Hälfte der Mitte der Beckenhöhle wird ein membranöses Gerüst durch folgende Theile gebildet (bei vertikaler Lage des Körpers): vorn vom unteren Theile der Innenwand der Synchondrosis pubis, hinten von dem Processus descendens medius, seitlich von dem Processus descendens internus der einen und der

anderen Seite: oben von der Fascia pelvis (Pars visceralis fasciae pelvis), die hier zur Harnblase und dem oberen Theile der Scheide übergeht, unten von der Lamina profunda fasciae perinei propriae. Dieses Gerüst ist der Capsula prostata urethralis beim Manne analog. Beim Weibe bilden die benannten Theile eine vollständige geschlossene Kapsel, die man Capsula urethro-vaginalis nennen könnte (××××). Diese Capsula urethro-vaginalis enthält: die Harnröhre, Scheide, den M. constrictor urethrae, große Venengeflechte, die alle diese Organe vor und seitlich umgeben, die Mm. transversi urethrae, vaginae et perinei profundi, die Vasa et Nervi pudendi communes: die Gefäße theilen sich hier in die Art. profunda und dorsalis clitoridis, und geben hier die Art. bulbosa und bulbo urethralis ab.

4) Die Musculi transversi perinei profundi, vaginae et urethrae sind immer jederseits von einem dünnen Bindegewebsblatt (*f*) bedeckt, welches zwischen dem unteren Theile des M. constrictor urethrae, der Scheide und Harnröhre einerseits, und der Innenfläche des Processus descendens internus anderseits angespannt ist. Sie theilt folglich den untersten Theil der Capsula urethro-vaginalis ab und bildet hier die Decke dieses unteren Theiles der Kapsel (×. Dieser Theil ist wohl dem Diaphragma urogenitale (Henle) beim Manne analog und kann auch hier eben so genannt werden. Dieses Bindegewebsblatt habe ich immer auch beim Manne angetroffen. — Dieser ganze untere Theil der Kapsel, der oben durch das eben erwähnte Blatt und unten durch die Lamina profunda der Dammfascie gebildet wird, enthält die angeführten Quermuskeln, die Vasa et Nervi pudendi communes mit ihren Ästen, und zwischen allen diesen Theilen gelagerte Venen und glatte Muskelfasern.

5) Der hintere Theil der Mitte der Beckenhöhle enthält auch ein analoges Gerüst, welches die Ampulla recti enthält. Die seitlichen und hinteren Wände dieses Gerüstes werden von den inneren Fortsätzen der Beckenfascie (Processus descendens internus) gebildet. Diese Fortsätze gehen hinter dem Mastdarme in einander über und sind hier am schwächsten ausgesprochen. Die Vorderwand bildet der Processus descendens medius. Oben gehen alle diese Fortsätze in die Beckenfascie über (Pars visceralis fasciae pelvis), die das Gerüst von oben vervollständigt. Das ist eine Capsula ampullae recti (××). Nach außen und hinten liegt die Kapsel zwischen dem vorderen und hinteren Theile des M. levator ani proprius. Sie verliert sich nach unten in lockeres Bindegewebe, welches den M.

sphincter ani externus vom internus scheidet. Vor der Kapsel liegt die Scheide. Sie ist leicht von der Außenwand des Mastdarms abzulösen und verbindet sich mit ihm durch lockeres Bindegewebe, welchem oft auch Fett eingelagert ist.

Resultate.

1) In der Regio ano-perinealis des Weibes ist, eben so wie beim Manne, unter der Haut eine Bindegewebs- und Fettschicht zu unterscheiden; die letztere setzt sich in das Cavum ischio-rectale fort und füllt es aus. Eine zusammenhängende Membrana, als Fascia superficialis ist gleichfalls nur von der Spitze des Steißbeins um den After und weiter nach vorn längs der Mittellinie bis in die Labia majora zu verfolgen, wo es das Grundgewebe dieser Falten bildet.

2) In der Fettschicht unter dem oberflächlichen Blatte der Dammfascie kommt ein anomaler Muskel auf einer oder auf beiden Seiten vor, das ist der M. transversus perinei superficialis Gruber.

3) Höher (vertikale Lage) folgt die Aponeurosis s. fascia ano-perinealis propria, sie ist eine Fortsetzung der Fascia glutea. Im hinteren analen Theile kleidet sie das Cavum ischio-rectale aus, im vorderen perinealen Theile theilt sie sich hinter dem Rande des M. transversus perinei medius in eine Lamina superficialis, die nach vorn in die Fascia clitoridis übergeht, und in eine Lamina profunda, die am Lig. arcuatum pubis endigt.

4) Zwischen diesen beiden Blättern sind jederseits gelagert: eine Radix des Corpus cavernosum clitoridis, die eine Hälfte des Corpus cavernosum urethrae, die Bartholin'sche oder Cowper'sche Drüse, die Musculi ischio-cavernosus, bulbo-cavernosus, constrictor vestibuli, transversus perinei medius und als Anomalie das Caput accessorium des M. bulbo-cavernosus. Endlich Vasa et Nervi perinei et transversi perinei und als Fortsetzung dieser Gefäße und Nerven die V. et N. labiales posteriores. Zwischen den Mm. ischio- et bulbo-cavernosi vereinigen sich das oberflächliche und tiefe Blatt mit einander. Die Lamina profunda wird von der Harnröhre, einem Theil des Corpus cavernosum urethrae (der dem Colliculus bulbi beim Manne als analog kann angenommen werden), der Bartholin'schen Drüse und der Art. profunda clitoridis durchbohrt.

5) Die Beckenfascie ist zwischen den Beckenwänden und der Harnblase, Scheide und dem Mastdarm ausgespannt, von ihr gehen

jederseits nach unten zwei seitliche (paarige, sagittale) Fortsätze (Processus descendens fasciae pelvis externus et internus) und ein mittlerer (unpaariger, frontaler) Fortsatz (Processus descendens medius fasciae pelvis).

6) Zwischen der seitlichen Beckenwand und dem Processus descendens externus ist der M. obturatorius internus gelagert. Weiter nach innen zwischen dem Processus descendens externus und internus liegt der M. levator ani auctor. und hinter dem M. coccygeus die Vasa et Nervi pudendi communes, das Cavum ischio-rectale mit dem es umgebenden Theile der Dammfascie.

7) Der vordere Theil des Processus internus, der Processus descendens medius, die Lamina profunda fasciae perinei profundae, die Fascia pelvis und der untere Theil der Innenfläche der Synchondrosis pubis bilden eine Capsula urethro-vaginalis. Diese Kapsel enthält die Harnröhre, Scheide, die Mm. constrictor urethrae, transversi urethrae, vaginae et perinei profundi, die Vasa et Nervi pudendi communes mit ihren Ästen, die Art. bulbosa und bulbourethralis. Starke Venengeflechte, die vorn und seitlich die Zwischenräume zwischen diesen Theilen ausfüllen und mit der Kapsel fest zusammenhängen. Der untere Theil dieser Kapsel kann als Diaphragma urogenitale (Henle) angesehen werden.

8) Die hinteren Theile des Processus descendens internus (jederseits) und der Processus descendens medius mit der Fascia pelvis von oben bilden eine Capsula ampullae recti, die den entsprechenden Theil des Mastdarms enthält.

St. Petersburg, den 11./23. Juni 1883.

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 1

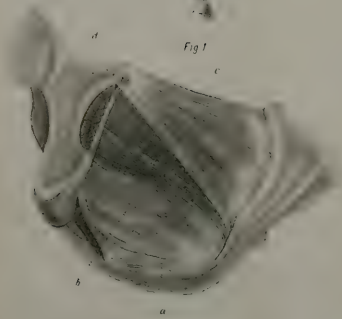
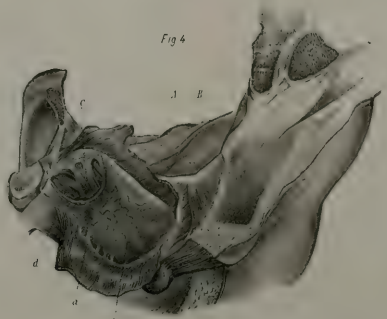


Fig. 4



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

Fig. 1.

a M. sphincter ani externus inferior.
b M. sphincter ani externus superior.
c M. coccygeus.
d M. obturator internus.

Fig. 2.

A Glans clitoridis.
B Corpus cavernosum urethrae.
C BARTHOLIN'sche oder COWPER'sche Drüse.
D Orificium urethrae.
E Orificium s. introitus vaginae.
a M. sphinter externus inferior.
b M. transversus perinei medius.
c M. ischio-cavernosus.
d M. bulbo-cavernosus.
e M. constrictor vestibuli s. sphincter vaginae.

Fig. 3.

A, B, C, D, E wie in Fig 2.
b, c, d, e wie in Fig. 2.
f M. transversus vaginae.
g M. transversus perinei profundus.
h Lamina profunda Aponeurosis perinei propr.

Fig. 4.

A Uterus.
B Rectum.
a M. levator ani proprius.
b Processus descendens fasciae pelvis internus.
c M. constrictor urethrae.
d M. transversus perinei profundus.

Beiträge zur genaueren Kenntnis der Campanularien.

Von

Hermann Klaatsch.

Mit Tafel XXV—XXVII.

Als ich mich im Frühling des Jahres 1883 einige Monate an der Bucht von Villafranca bei Nizza aufhielt, fand ich Gelegenheit, einen zu den Campanularien gehörigen Polypen, und zwar eine *Clytia* zu untersuchen. Es war zunächst die Entwicklung dieser Polypen aus der Planula, die meine Aufmerksamkeit auf sich zog. Sie erschien mir um so mehr als ein Feld, dessen Bearbeitung geboten sei, als der Entwicklungsgang dieser Formen bisher nur von KOWALEVSKY untersucht wurde. Aus dem deutschen Auszuge[1], der von seinen »Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten«[2] erschienen ist, so wie aus den, dem Original beigefügten Abbildungen ersehe ich, dass es nur der erste Theil der Entwicklung der Eier von *Eucope polystyla*, nämlich bis zum Planulastadium ist, den er einer ausführlichen Besprechung würdigt, während er die Entwicklung der Planula zum Polypen nur ganz kurz berührt.

Von dieser mir gesteckten Aufgabe wurde ich jedoch abgelenkt, indem ich mich über den Bau der erwachsenen Individuen zu orientiren suchte. Denn weit entfernt, hierin mich auf die Arbeiten früherer Autoren stützen zu können, erkannte ich bald die Nothwendigkeit, mich vorläufig ganz auf den Bau des erwachsenen Thieres zu beschränken, um diesen klar zu stellen, bevor ich seine Entwicklung studirte.

[1] Jahresberichte der Anatomie und Physiologie. HOFFMANN und SCHWALBE. 1873.

[2] Nachrichten der kaiserlichen Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntnis, der Anthropologie und Etnographie. Moskau 1875. (Russisch.)

Je weiter ich in dieser Untersuchung vorrückte, desto klarer sah ich, wie wenig bisher in dieser Hinsicht gearbeitet worden ist, wie dürftig die rein descriptiven Angaben über die Campanularien sind, gar nicht davon zu reden, dass auch nur Versuche einer richtigen Deutung der einzelnen Theile kaum in der Litteratur zu finden sind. Am werthvollsten waren mir von den einschlägigen Schriften KLEINENBERG's Hydra[1] und F. E. SCHULZE's[2] Cordylophora lacustris, obwohl der erstere gar nicht, der letztere nur in sehr wenigen Punkten der Campanularien Erwähnung thut.

Die Aufgaben, die durch das mir zur Verfügung stehende Material gegeben waren, erschienen mir so wohl umschrieben und gaben mir so hinreichend viel zu thun, dass ich von einer Ausdehnung meiner Untersuchungen auf nahe stehende Abtheilungen ganz absah und mich ganz auf die Behandlung einer Form beschränkte. Damit ist keineswegs ausgeschlossen, dass ich mich der vergleichenden Betrachtungsweise als Methode bediente, wo es das Verständnis der Organisation meiner »Clytia« nöthig machte. Ich möchte hierdurch den Standpunkt gekennzeichnet haben, den ich bei der Verwerthung des Beobachteten eingenommen habe.

Bereits hier muss ich bemerken, dass es die bezeichnete Betrachtungsweise ist, die mich in manchen Punkten zu Anschauungen hat gelangen lassen, in denen ich vorläufig allein zu stehen scheine. Es gilt dies vor Allem von der wichtigsten der Aufgaben, die sich mir alsbald aufgedrängt haben, die Beantwortung der Frage, wie die Chitinhülle der Campanularien aufzufassen sei. Wenn ich die Behandlung dieser Frage der Besprechung aller übrigen Theile meines Polypen folgen lasse, so rechtfertige ich diese Art des Vorgehens damit, dass die genaue Erkenntnis des Weichkörpers das Verständnis des Gehäuses auf das beste vorbereitet.

Bei der Anführung der bisherigen Arbeiten über den speciellen Gegenstand dieser Blätter bin ich geneigt, eine Sonderung derselben vorzunehmen in ältere Schriften, z. Th. Reisebeschreibungen, in denen überhaupt der Campanularien Erwähnung gethan wird, und neuere den letzten beiden Jahrzehnten angehörige Untersuchungen.

Die Beschäftigung mit jenen älteren Arbeiten besitzt ein großes, aber mehr historisches Interesse. Ich kann mich um so weniger

[1] KLEINENBERG, Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

[2] F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.

hier mit ihnen eingehend befassen, als nur wenige derselben mir im Original zugänglich gewesen sind. Sie reichen zurück bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts. Die älteste Schrift, in welcher die Campanularien beschrieben werden, rührt her von Ellis[1]. Er schildert stockbildende Campanularien, — von denen er übrigens auch einige entwicklungsgeschichtliche, auf die Medusensprossung bezügliche Facta mittheilt — als pflanzenartige Produkte des Meeres, die aus vielen feinen Zweigen bestehen, welche zahlreiche Ramifikationen eingehen. Nach Ellis befasste sich Cavolini[2] mit Campanularien und bestritt manche der Behauptungen des älteren Beobachters. Auch Grant[3] wandte seine Aufmerksamkeit mehr der Fortpflanzung, als dem Bau unserer Polypen zu. Er scheint *Campanularia dichotoma* gekannt zu haben. Dieselbe Richtung herrschte auch bei Meyen[4] vor, der in seiner »Reise um die Erde« Campanularien beschreibt. Es sind hier ferner zu nennen J. G. Dalyell[5] und Ehrenberg[6] in seinen »Korallenthieren des rothen Meeres«, als solche, die Campanularien kannten und beschrieben.

Die erste eingehende Schilderung erfuhren diese Polypen durch Lister[7] und durch Lovén[8]. Sie beschrieben sie, für jene Zeit sehr gut und richtig, und erläuterten ihre Darstellungen des Baues dieser Thiere wie des Aufbaues ihrer Kolonien durch gute Zeichnungen. Ihre Arbeiten sind mit die besten, die sich mit Campanularien beschäftigen; durch sie wurde die Grundlage für die Kenntnis der Organisation dieser Hydroiden gegeben. Ich verweise hiermit auf die diesbezüglichen Schriften der genannten Autoren. Nicht lange nach ihnen erschien die Schrift P. J. van Beneden's[9], die umfangreichste, speciell auf die Campanularien gerichtete, deren ich

---

[1] Ellis, Histoire naturelle des corallines 1756.

[2] Cavolini, Alla storia nat. di pol. mar. Napoli 1785.

[3] Grant, Ann. des sciences naturelles. tom XIII. 1828. — Edinbourg, New philosophical journal. vol. I. 1830.

[4] Meyen, Reise um die Erde Nova acta acad. Nat. cur. vol. XVI. 1830.

[5] J. G. Dalyell, Edinbourg new. philosoph. journal. XXI. 1830.

[6] Ehrenberg, Korallenthiere des rothen Meeres. Berlin 1834.

[7] Lister, Some observations on the structure and functions of tubular and cellular polypi.

[8] M. Lovén, Verhandlungen der königlichen schwed. Akad. d. Wiss. 1825. Wiegmann's Archiv 1837. — Ann. des sciences nat. Tom. XV. 1841.

[9] P. J. van Beneden, Mem. sur les Campanulaires de la Côte d'Ostende, considéres sous le rapport physiologique, embryologique et zoologique. Nouv. Mem. de l'Acad. de Brux. Tom. XVII. 1844.

zu gedenken habe. Ich werde im Folgenden häufig Gelegenheit haben, auf seine Angaben zurückzukommen. Er beschrieb die Campanularien der Küste von Ostende vom anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und physiologischen Standpunkt aus. Er stand auf dem Boden jener Anschauungsweise, die in den Medusen, die an den Campanularienstöcken sprossten, junge Polypen erblickte, während die festsitzenden Polypen reducirte Wesen sein sollten, die durch den Akt der Festsetzung ihre hohe Medusenorganisation eingebüßt haben sollten.

Von der Planula wusste P. J. van Beneden nichts. Seine anatomischen Schilderungen sind im Allgemeinen richtig, beziehen sich aber nur auf grobe morphologische Verhältnisse. Von der Chitinhülle sagt er: »Nous croyons que la coquille est au mollusque ce que le polypier est au polype.« Keine der vier Species, die er beschreibt, stimmt mit meiner Clytia überein: diese vier Arten sind: Camp. gelatinosa, geniculata, volubilis und syringa.

Von einigem Interesse sind seine Anschauungen über die Knospung der Kolonien. Er beschreibt u. A. eine im Innern des Polypenkörpers stattfindende wirbelnde Bewegung kleiner Körper. Er glaubt in dieser »circulation« etwas der Blutcirkulation höherer Thiere Ähnliches erblicken zu dürfen.

Die Arbeit P. J. van Beneden's leitet über zu der zweiten Gruppe der hier in Betracht kommenden Schriften. Gegenbaur[1] bildet einen Polypen ab, der offenbar eine Clytia ist und mit der meinigen sehr nahe übereinstimmt.

Kölliker[2] erörtert in seinen »Icones« einige Punkte der Organisation der Campanularien. So stellt er namentlich den Bau der Tentakel klar, auch macht er einige Andeutungen über die Auffassung der Körperhülle, die mir einen Zweifel an der bisher herrschenden Anschauungsweise auszudrücken scheinen. Sowohl in seinen Angaben über die Muskellamelle der Hydroidpolypen, als vor Allem hinsichtlich des Vergleichs der Körperschichten derselben mit der der Embryonen höherer Thiere wurde Kölliker angegriffen von Reichert[3]. Seine an Campanularien, Sertularien und Hydren angestellten Untersuchungen sind bereits mehrfach Gegenstand der

[1] C. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854.

[2] Kölliker, Icones histiologicae 1866.

[3] Reichert, Über die kontraktile Substanz und ihre Bewegungserscheinungen. Abh. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1866.

Polemik geworden. Was Hydra betrifft, so wurde den meisten Reichert'schen Angaben eine gründliche Korrektur zu Theil durch Kleinenberg und F. E. Schulze. Was die Campanularien betrifft, so führe ich an der betreffenden Stelle stets die Reichert'schen Schilderungen an: im einzelnen Falle entscheidet dann wohl das Resultat, zu dem ich gelange, klar genug darüber, ob ich ihm beistimme oder nicht. Auch bei den Campanularien hat Reichert den Bau des Ektoderms völlig verkannt, da er in ihm seine »kontraktile Substanz« sieht. Höchst sonderbar ist seine Anschauung über die Tentakel und über die Bewegung der Nahrungsflüssigkeit im Polypenhohlraum. Von seinen Benennungen habe ich einige acceptirt. Reichert ist einer der eifrigsten Vertreter der Ansicht, dass die Chitinhülle ein erstarrtes Sekret oder vielmehr, wie er sagt, Exkret sei, ausgeschieden von seiner »kontraktilen« Schicht. Einen Vergleich der beiden Blätter mit den Keimblättern der höheren Thiere hält er für ganz unzulässig. Nach Reichert hat nur F. E. Schulze[1] sich mit Campanularien beschäftigt: wie ich oben andeutete zieht er in einigen Punkten *Campanularia geniculata* herbei, um Beobachtungen an *Cordylophora* auch dort bestätigt zu finden. Dass es sich dabei nur um Theile handeln kann, die wirklich eine große Übereinstimmung bei beiden Formen besitzen, ist klar. Es ist dies eigentlich nur bei den Tentakeln der Fall.

Schließlich möchte ich noch an diesem Orte eines Mannes Erwähnung thun, der zwar sich nicht mit Campanularien speciell beschäftigt hat, der aber mit dem ihm eigenen Scharfblick einen Ausspruch that, der mir werthvoll geworden ist.

F. M. Balfour[2] äußert sich gelegentlich der Kleinenberg'schen Beobachtungen über die Entwicklung von Hydra — Kleinenberg selbst äußert sich nicht in dieser entschiedenen Art und Weise — folgendermaßen:

»Die peripherische Zellschicht« (des Hydrakeimes) »wandelt sich mit der Zeit in eine chitinöse Membran um, *welche vielleicht dem Perisark der marinen Formen homolog ist.*«

In wie fern mir dieser Ausspruch erfreulich sein musste, wird die Kenntnis meiner Untersuchungen verständlich machen, zu deren Mittheilung ich mich nun wende.

---

[1] l. c.

[2] F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzung von Dr. B. Vetter. Jena 1880.

Meine Aufmerksamkeit wurde zuerst auf die Clytien gelenkt dadurch, dass ich — mit der Entwicklung anderer Medusen beschäftigt — in dem, mit dem MÜLLER'schen Netz von der Meeresoberfläche aufgefangenen Material große und schöne Planulae unbekannten Ursprungs fand, die ich in einem Glase zu meinen Clytien umzüchtete. Dadurch veranlasst, suchte ich am Gestade auf den Algen nach meinen Polypen, und fand sie zuerst auf *Zostera*, dann auf *Ulva*. Das Material bestand in einer sehr großen Zahl auf den verschiedensten Entwicklungsstadien befindlicher, wie auch sehr zahlreicher bereits ganz erwachsener Clytien und wurde zum Theil in heißem Sublimat, zum Theil mit heißer Pikrinschwefelsäure und zum Theil mit Osmiumsäure getödtet und erhärtet. Das Sublimat lieferte die besten Resultate.

Die Untersuchung wurde nach der allgemein üblichen Methode vorgenommen. Ich färbte meist mit Pikrokarmin oder Boraxkarmin; mit Hilfe der Paraffinmethode und der GIESSBRECHT'schen Schellackmethode gelang es mir gute Schnittserien durch die Polypen zu erhalten. Ich benutzte ein Mikrotom von JUNG in Heidelberg. Als Schnittdicke wählte ich 0,005 mm.

Auf das Aussehen der Clytia im Allgemeinen will ich nur mit wenigen Worten eingehen.

(Figur 1.) Die Individuen erscheinen wie zierliche Bäumchen, wenn sie ihre Tentakel (*T*) weit ausgespannt haben. Ihre Höhe beträgt 1 bis 1,5 mm. Sie erheben sich von einer Scheibe *S*, die etwa 0,4 mm im Durchmesser hat. Von der Mitte derselben — sie erscheint in Lappen (*L*), meist 5 an der Zahl, getheilt — erhebt sich ein zarter Stiel (*P*); die Chitinhülle (*Ch*) bildet an dem oberen wie an dem unteren Dritttheil desselben je sieben Ringe (*r*).

Der Haupttheil des Polypenkörpers ist der von mir im Anschluss an P. J. VAN BENEDEN als »Magentheil« bezeichnete Abschnitt (*M*). Derselbe setzt sich nach oben in einen schmäleren Abschnitt (*c*) fort, der sich zum *Köpfchen* (*Pr*) erweitert. Für dasselbe sind die Benennungen: »*Hydrant*« oder »*Proboscis*« oder »*Rüssel*« zu finden. Dieser Theil trägt die *Mundöffnung* (*o*). Durch dieselbe gelangt man in die *Köpfchenhöhle* (*Pr.h*), die sich durch die *Halsenge* (*c.h*), von REICHERT Schlundenge genannt, in den Magenraum (*M.h*) fortsetzt. Dieser verschmälert sich plötzlich am Boden des Bechers, wo bei der »Pförtnerenge« (*py*) (REICHERT) die *Stielhöhle* (*P.h*) ihren Anfang nimmt. Als Fortsetzung derselben erscheint die *Scheibenhöhle* (*S.h*). Vom *Magentheil* (*M*) erheben sich kranzförmig die *Tentakel* (*T*).

Die äußere Fläche des Magentheils geht am Boden des *Bechers* (*B*) in die innere Fläche dieses Gebildes über. Hier befindet sich der »*ringförmige Fortsatz*« des Polypenkörpers (*D!*. Diese Stelle, an welche frühere Autoren ein chitinöses Gebilde, das *Diaphragma*, verlegen, bedarf eingehender Studien.

Die Individuen, die mir zur Verfügung standen, waren fast durchweg jugendlich; der Aufbau der Kolonien war erst im Anfang begriffen. Die Scheiben sandten Stolonen aus, von denen sich die neuen Individuen in regelmäßigen Intervallen erhoben. Niemals beobachtete ich eine Verzweigung der Stiele. Auch ältere Kolonien, die ich fand, zeigten nichts Derartiges.

Die systematische Bestimmung nahm ich nach Th. Hincks vor.

Der Mangel der Verzweigung, die Ringelung des Stieles im oberen und unteren Drittel (Fig. 1), waren Charaktere, die auf das Genus *Clytia* hinweisen. Mit *Clytia Johnstoni* ist aber keine völlige Übereinstimmung vorhanden, da von ihr ausdrücklich bemerkt wird: »The denticulation of the margin is strongly marked.«

Der Rand des Bechers meiner Clytia ist völlig glatt (Fig. 1 *B.m*). Es handelt sich also wohl um eine Varietät jener Clytia.

Ich bespreche die Theile (Fig. 1 *T*, *Pr*, *V*, *P.S*, *Ch*) der Clytia in dieser Reihenfolge:

1) die Tentakel,
2) das Köpfchen,
3) den Magentheil,
4) den Stieltheil,
5) den Scheibentheil,
6) das Gehäuse.

Die älteren Beobachter schreiben den *Tentakeln* (Fig. 1 *T*) *der Campanularien* einen fächerigen Bau zu.

P. J. van Beneden[1] sagt von ihnen, dass sie in ihrer ganzen Länge Querwände zeigen, welche eben so viele »compartiments« herstellen. Er hebt ausdrücklich hervor, dass die Tentakel keinen dieselben ganz durchziehenden Hohlraum besitzen, und dass man keine Flüssigkeitsbewegung in ihrem Innern wahrnimmt. Er behauptet, dass die Zahl der Tentakel in einer Species durchaus konstant sei: bei der von ihm genauer untersuchten Campanularia gelatinosa betrug sie immer 24. Was die Anordnung der Arme betrifft, so

[1] l. c.

betonte er, dass sie alle neben einander von einem ringförmigen Fortsatze des Polypenkörpers ihren Ursprung nehmen.

Die Fähigkeit der Arme, sich völlig in den Bereich des Chitinbechers zurückzuziehen, war ihm wohl bekannt.

Der Nächste, welcher genauere Angaben über die Campanularien, somit auch über den Bau der Tentakel machte, war REICHERT[1]. Der Standpunkt den er dabei vertritt, ist nur in sehr beschränktem Sinne im Vergleich zu dem von VAN BENEDEN als ein Fortschritt zu bezeichnen. Schreibt er doch den Tentakeln in ihrer ganzen Länge den Besitz eines Hohlraumes zu und behauptet, dass die innere der den ganzen Körper aufbauenden Schichten in den Armen gänzlich fehle. Von der zwischen beiden Schichten befindlichen Stützlamelle sollen nach REICHERT in regelmäßigen Abständen Scheidewände ausgehen, die den Hohlraum der Tentakel in Kammern zerlegen.

Dieselben sollen durch eine centrale Öffnung in der Scheidewand mit einander kommuniciren. In jeder Kammer soll die von ihm so bezeichnete »kontraktile Achsensubstanz« ihre Lage haben, die genau von derselben Beschaffenheit sein soll, wie die äußere »kontraktile« Schicht, nur dass sie der Nesselorgane entbehren soll. REICHERT betrachtet durchweg das Ektoderm als eine einheitliche Masse, ohne zelligen Bau und verlegt in sie, als die »kontraktile Substanz« ausschließlich das morphologische Substrat für die Bewegungen des Thieres. Nun soll im verkürzten Zustande der Tentakel die »kontraktile Achsensubstanz« mit ihren einzelnen Stücken jede Kammer fast vollständig ausfüllen, während in mehr oder weniger ausgedehntem Zustande sich die Kammern von der Magenhöhle aus mit einer Flüssigkeit füllen sollen, die »reines Meerwasser« zu sein scheint.

Die ganze Anschauungsweise REICHERT's erscheint um so weniger verständlich, als kurz vorher KÖLLIKER in seinen Icones histiologicae die Aufmerksamkeit gelenkt hatte auf den soliden entodermalen einzelligen Achsenstrang Fig. 1 *ax* der Tentakel bei Campanularien, dessen histiologische Ähnlichkeit mit der *Chorda dorsalis* der *Chordaten* er mit Recht hervorhob.

Meine an Clytia angestellten Beobachtungen ließen mir eben so sehr die REICHERT'schen Angaben als der Wirklichkeit nicht entsprechend erscheinen, wie sie auf der anderen Seite mit dem von F. E. SCHULZE an Cordylophora gewonnenen Befunde übereinstim-

[1] l. c.

men. Dieser Forscher zog gerade im Bau der Tentakel in einigen Punkten Campanularia geniculata herbei. Ich fand die Zahl der Tentakel zwar nicht völlig konstant, doch überstieg sie nur selten 14 (Fig. 1), welche Zahl, als in der großen Mehrzahl der Fälle auftretend, als Regel hingestellt werden kann. Über die Anordnung dieser 14 Arme machte ich bei Exemplaren mit weit ausgespannten Tentakeln die Wahrnehmung, dass je zwei mit ihren freien Enden einander genähert waren, so dass von oben gesehen, so wie auch auf Querschnitten die Arme nach sieben Radien angeordnet erscheinen. Die Länge der Tentakel ist natürlich je nach den Kontraktionszuständen sehr verschieden (Fig. 1 stellt sie in einem mittleren Kontraktionszustande dar). Im Maximum der Extension beträgt sie etwa ein Viertel der Länge des ganzen Thieres, dieselbe von der Mundöffnung bis zur unteren Fläche der Scheibe gerechnet. Im Maximum der Retraktion liegen die Spitzen der Tentakel mit dem Rande des Chitinbechers in einer Höhe.

Der Dickendurchmesser der Tentakel ist an der Basis bei Weitem am größten. Er nimmt zuerst sehr allmählich ab, dann in der Nähe der Spitze schneller, um dann wieder etwas zunehmend den Tentakel kolbenförmig endigen zu lassen (*k*).

Den Bau des Tentakels studirte ich zunächst an Flächenbildern, sowohl an lebenden Thieren, als an Exemplaren, die in Sublimat gehärtet waren, wie endlich solchen, die ich außerdem noch mit färbenden Substanzen behandelt hatte.

Man erkennt am lebenden Thiere sehr deutlich, dass von einem die Tentakel durchziehenden Kanal, von einer Flüssigkeitsbewegung im Innern, keine Spur vorhanden ist. Vielmehr tritt schon bei schwacher Vergrößerung die aus den großen Entodermzellen (*Ent*) gebildete Achse deutlich hervor (*ax*).

E. E. Schulze sah bei Cordylophora diesen Achsenstrang an der Basis der Tentakel bisweilen durch zwei Zellen neben einander gebildet; ich konnte bei *Clytia* an der Abgangsstelle der Arme immer nur eine große Entodermzelle konstatiren (ax_1). Die Größe der einzelnen Zellen nimmt erst gegen das freie Ende der Arme hin schneller ab; die äußerste Zelle (ax_2) ist bei Weitem die kleinste. Die Zellgrenzen, welche die Kammerscheidewände der älteren Autoren vortäuschten (*s*), sind deutlich: viel schärfer noch erscheint die Abgrenzung (*M*) des Entoderms (*Ent*) gegen das Ektoderm (*Ect*).

Diese Schicht geht mit langen platten Elementen von dem Magentheil (*V*) des Polypen auf die Arme über. Die bei so vielen

Hydroiden vielfach beschriebene Wulstbildung (*w*) des Ektoderms ist namentlich in der oberen Hälfte auch im Zustande bedeutender Extension gut wahrnehmbar, während sie in der unteren Hälfte fast ganz vermisst wird. Sie ist es, welche das kolbenförmige Ende bedingt (*k*). Die Anordnung und Vertheilung der Nesselorgane (*n*) ist eine derartige, dass sie am unteren Theile fast ganz fehlen, zugleich mit der Wulstbildung auftreten und das Ende des Tentakels dicht bedecken. Die gruppenweise Anordnung tritt deutlich hervor.

Von den Schnitten, die die Tentakel in der Nähe des Magentheils trafen, waren einige besonders lehrreich, indem sie den Abgang der Arme vom Körper demonstrirten. Sie lieferten auch den schönsten Beweis für die entodermale Natur der Tentakelachse. Bisweilen wurde die Abgangsstelle ein wenig schief getroffen. Die punktirte, mit *α* bezeichnete Linie auf Fig. 1 giebt die Schnittebene an.) Dann bieten beide Hälften des Schnittes ein von einander sehr abweichendes Bild dar.

Nach innen von dem Durchschnitt des Chitinbechers erblickt man den kreisförmig begrenzten Polypenkörper. Sechs bis sieben große Elemente liegen ihm auf der einen Seite an, in einigen derselben ist der relativ große Kern sichtbar. Nach außen ist diese Schicht von einer anderen überkleidet, die mit ihren platten Elementen und durch ihre Dunkelheit sofort als das äußere Epithel des Magentheils kenntlich ist, das hier eben beginnt auf die Arme überzugehen.

Auf der anderen Seite des Schnittes sind wieder große Elemente anzutreffen, die aber bereits den freien Armen angehören und allseitig von Ektoderm umschlossen sind. Ein einzelner solcher Schnitt, einer genauen Betrachtung unterworfen, lieferte folgende Ergebnisse Fig. 2 : Die Umgrenzung eines solchen Durchschnittes Linie *β* auf Fig. 1 giebt die Schnittrichtung an ist meist nahezu kreisförmig. Den größten Theil der Schnittfläche nimmt der Durchschnitt der central gelagerten Entodermzelle ein (*Ent*). Jede dieser Zellen weist einen großen kreisförmig umgrenzten Kern auf (*n*), der central gelagert ist, der basalen Zellgrenze etwas genähert. In einigen der Kerne gelang es mir, ein Kernkörperchen (*n*$_1$) wahrzunehmen. Der Kern ist umgeben von einer hellen Zone (*z*). Dieselbe läuft in eine größere Anzahl von Strahlen aus (*pl*), die eine Art von Plasmanetz herstellen, wie es F. E. Schulze l. c.) bei Cordylophora beschrieben hat. Wie er, konnte auch ich wahrnehmen, dass diese Plasmastrahlen mit einem Primordialschlauch (*pr*) in Verbindung stehen. Fixirt man einen solchen Strahl, so erkennt man, dass er am Zell-

rande breiter wird und sich in eine Plasmaschicht fortsetzt, die der innern Zellumgrenzung eng anliegt (*pr*).

Im Ektoderm (*Ect*) konnte ich die Grenzen der Zellen nur an einigen Stellen (*l*) deutlich erkennen. Nach der Zahl der Kerne (*n*) zu urtheilen, die ich auf einem Schnitte antraf, liegen immer etwa sechs Ektodermzellen einer Entodermzelle an. Die Kerne sind matt und viel kleiner als die des Entoderms. Die Färbung des Ektoderms ist viel intensiver, so wie beim lebenden Thiere es durch seine Dunkelheit sofort vom Entoderm absticht. Auf diesen basalen Schnitten ist von einer Wulstbildung wie von Nesselorganen nichts zu sehen. Die Trennung der beiden Blätter von einander erscheint schon bei schwacher Vergrößerung außerordentlich scharf ausgeprägt (Fig. 1 *M*). Sie kommt zu Stande durch ein bandartiges Gebilde, das man an manchen Stellen fast als besondere Gewebsschicht betrachten möchte. Ich will fortan diese trennende Zone mit einem möglichst indifferenten Namen als »*Mittelzone*« (Fig. 1 u. Fig. 2 *M*) bezeichnen. Sie weist sehr wechselnde Verhältnisse auf. Auf manchen Schnitten erscheint sie als eine sehr scharf gezogene Linie (Fig. 2 *M*); stellenweise verbreitert sich die Linie (M_1); dann wieder zeigt sie Einfaltungen (M_2). Überall tritt sie mit der größten Deutlichkeit auf; von ihr hebt sich das helle Plasma (*pr*) der Entodermzelle ab, während nach dem Ektoderm zu keine in gleicher Weise scharfe Trennung stattfindet. Man erhält von dieser Mittelzone den Eindruck, als stelle sie eine zwischen beiden Blättern sich hinziehende relativ dünne Gewebslage vor; häufig sieht man sie etwas schräg durchschnitten, so dass sie mehr flächenhaft erscheint (Fig. 2 M_1). Es ist mir nicht gelungen, Strukturunterschiede innerhalb der Mittelzone mit Sicherheit nachzuweisen, ich müsste es als gewagt betrachten, vereinzelten, nicht völlig sicheren Wahrnehmungen, die auf Helligkeitsunterschiede innerhalb jener Zone sich gründeten, irgend welchen Werth beizulegen. Dieser Mangel hindert mich natürlich, eine entschiedene Ansicht über die Natur dieser Mittelzone vorzubringen; den Vermuthungen, welche ich auf Grund der Vergleichung mit Cordylophora über sie hege, werde ich weiter unten Ausdruck geben.

Das Bild (Fig. 3), welches höher gelegte Schnitte durch den Tentakel darbieten, ist ein wesentlich geändertes. Die Zahl der Nesselorgane (*n*) nimmt in der Nähe der Spitze sehr stark zu. Ein Schnitt durch den Endtheil des Armes zeigt etwa folgende Verhältnisse: Der Umfang des Entoderms (*Ent*) ist gegen den des Ektoderms (*Ect*) sehr stark zurückgetreten. In der kleinen centralen

Zelle nimmt man Andeutungen einer ähnlichen Anordnung des Plasmas (*pl*) wahr, wie ich sie für die Basis der Tentakel beschrieben habe. Die Mittelzone (*M* ist deutlich, aber nicht so breit wie an der Basis. Im Ektoderm treffen wir Kerne *n* und Nesselorgane *a*) an. Was die letzteren betrifft, so kann ich F. E. Schulze's Beobachtungen an Campanularia geniculata bestätigen. Auch ich sah neben jeder Nesselkapsel eine feine Borste *b* aufragen. Im Übrigen verweise ich auf seine Angaben, denen ich nichts Neues in diesem Punkte hinzufügen kann.

Ein Vergleich der geschilderten Verhältnisse der Tentakel von Clytia mit denen von Cordylophora ergiebt für beide eine völlige Übereinstimmung in den wesentlichen Punkten. Die Vertheilung der Nesselorgane ist bei Cordylophora ein wenig anders, da sie dort gleichmäßig über die Länge der Arme zerstreut sind.

Es fragt sich nun, wie meine Mittelzone zu deuten sei. Es ist nahe liegend, in sie den Sitz der Formbestandtheile zu verlegen, die die Bewegungsfähigkeit der Tentakel bedingen. Sie entspricht ihrer Lage nach durchaus der Muskelschicht von Cordylophora. Die Arbeiten Kleinenberg's und F. E. Schulze's haben hinreichend dargethan, dass weder das Entoderm noch auch das Ektoderm als solche kontraktil sind: wo anders soll also die kontraktile Gewebsschicht zu suchen sein, als im Bereiche der Mittelzone? Damit will ich keineswegs ausgesprochen haben, dass ich in ihr *allein den Sitz kontraktiler* Elemente sähe, es ist sehr wohl möglich, dass sie noch etwas Anderes in sich schließt. Für die Natur der Mittelzone als einer kontraktilen Schicht mache ich als Argumente geltend: das wechselnde Aussehen je nach den Kontraktionszuständen, die Verdickung des Bandes bei starker Retraktion der Arme: die verschiedene Dicke an verschiedenen Stellen eines und desselben Durchschnittes. Der wichtigste Beweis wird endlich durch den Umstand geliefert, dass die Mittelzone nur an *den Theilen* des Polypen auftritt, wo Beweglichkeit zu herrschen vermag. Wenn es mir auch nicht gelungen ist, mit den mir zu Gebote stehenden optischen Hilfsmitteln die Mittelzone in ihre Bestandtheile zu zerlegen, so darf es wohl dennoch als mindestens sehr wahrscheinlich betrachtet werden, dass die Mittelzone ganz oder theilweise die Muskellage anderer Hydroiden repräsentirt.

Auf einen Vergleich mit dem Verhalten von Hydra lasse ich mich aus mehrfachen Gründen nicht ein: für einen Vergleich der Tentakel in ihrer Gesammtheit bei Clytia und Hydra fehlt mir der

sichere Boden, da die Verhältnisse von Hydra so völlig abweichende sind: die beiden Zustände, die uns bei diesen Formen entgegentreten, die soliden und die hohlen Arme, scheinen mir sehr schwer mit einander verknüpfbar. Aber auch nicht auf einen Vergleich der »Muskellage« möchte ich eingehen. Was KLEINENBERG auf Querschnitten durch die Fußscheibe von Hydra abbildet, zeigt gar keine Ähnlichkeit mit dem Querschnitte der Mittelzone, wie ich ihn bei Clytia finde.

Was die Zugehörigkeit der Mittelzone zu einer der beiden anderen Schichten betrifft, so kann ich nur sagen, dass von einem Zusammenhang mit dem Entoderm niemals auch nur eine Andeutung auftritt, dass ich aber auch, wenigstens am Tentakel, keine Merkmale auffinden konnte, die eine nähere Zugehörigkeit zu den platten Ektodermzellen, *die ein Epithel formiren* (Fig. 2 *Ect*), wahrscheinlich machen würde. Ich will daher, ohne eine bestimmte Ansicht auszusprechen, nur vermuthungsweise aussprechen, dass der Mittelzone eine gewisse Selbständigkeit zuzukommen scheint.

Die Verschiedenheit in der Vertheilung der Tentakel am Polypenkörper ist bei Clytia und Cordylophora beachtenswerth. Die Lokalisirung auf eine kranzförmige Zone bedeutet der regellosen Vertheilung bei Cordylophora gegenüber wohl den höher differenzirten Zustand.

Eine Bemerkung möchte ich noch in Betreff der Nesselorgane machen. Wenn man die Frage nach den Sinnesapparaten meines und der verwandten Polypen aufwirft, so kann man ja freilich sagen, dass die Tentakel primitive Sinnesorgane, Tastapparate sind. Die sensorische Funktion des Ektoderms wurde ja hinreichend dargethan; es ist aber dabei wohl zu beachten, dass nicht das äußere Epithel, sondern eine tiefere Zelllage als Sitz der sensorischen Funktion hingestellt wurde (vgl. KLEINENBERG, Hydra).

Nach F. E. SCHULZE's Darstellung ist in eben den Zellen der bezeichneten Lage der Sitz der Nesselkapseln; die Borste der Nesselkapseln geht aus der Substanz dieser kleinen Ektodermzellen hervor, die zwischen die großen eingeschoben sind.

Was ich über die Nesselorgane bemerken möchte, ist, dass sie nicht allein als *Schutzorgane* zu betrachten sind, sondern auch als Sinnesapparate einfachster Art. Der Polyp nimmt mit der feinen Borste die Nähe eines Fremdkörpers, eines Feindes wahr und seine Wahrnehmung wird hier vereinigt mit dem zur Abwehr dienenden Vorgange. Wie KLEINENBERG für die Bewegung des Thieres den

Anstoß in der Erregung des Plasmas gewisser Ektodermzellen sah, so muss man auch die *primitive Sinneswahrnehmung mit der Vertheidigung in Beziehung setzen.* Die *Erhaltung* ist das Wesentliche: die *Wahrnehmung* der Umgebung ist etwas Sekundäres; der Werth dieser *Wahrnehmung* für diese niederen Wesen ist vor Allem durch die auf die Wahrnehmung folgende *Vertheidigung* gegeben.

Wahrnehmen und Vertheidigen ist hier eins. In der Ausbildung der letzteren Verrichtung sehe ich ein bedingendes Moment für die Erhaltung und Differenzirung der für die erstgenannte Funktion bestimmten Apparate.

Die Tentakel umstehen den, den Mund tragenden Fortsatz des Polypenkörpers, *das Köpfchen* (Fig. 1 *Pr*). Lister und P. J. van Beneden, welch' letzterer dasselbe als *trompe buccale* bezeichnet, verweilen bei der großen Formveränderlichkeit, deren dieses Gebilde fähig ist. Van Beneden verlegt die Mundöffnung an den Boden des in dem Köpfchen befindlichen Hohlraumes, indem er den Wandungen dieser Höhle nur den Werth von Lippen beimisst. Reichert betrachtet mit Recht die Eingangsöffnung am vorderen Ende der Höhle des Köpfchens als den Mund (*o*) des Thieres; die verengte Stelle, die van Beneden für den Mund hielt, und die die Verbindung zwischen der Kopfhöhle und der Magenhöhle herstellt (*c.h*), nennt er *Schlundenge.*

Ist die Mundöffnung geschlossen, so hat das Köpfchen die Form einer Kugel (so ist es auf Fig. 1 dargestellt); bei extremer Öffnung des Mundes nimmt es eine napfartige Gestalt an. Ein optischer Längsschnitt durch ein mit Pikrokarmin gefärbtes Köpfchen klärt leicht über den Bau auf, und lässt ihn als einen im Verhältnis zu anderen Theilen des Körpers einfachen, ursprünglichen erscheinen. Beide Blätter betheiligen sich gleichmäßig an der Bildung der Wandung und lassen sich bis zur Mundspalte (*o*) verfolgen. Das Ektoderm geht von der Basis der Tentakel auf den oberen Theil des Magenabschnittes über, um bald — in der Nähe der »Schlundenge« — nach oben und außen umzubiegen und auf das Köpfchen überzugehen. Die Zellen sind hier lang und platt. In jeder sehe ich den Kern central gelagert, das Plasma erscheint etwas trübe und giebt der ganzen Schicht ein dunkles Aussehen im Vergleich zu dem helleren Entoderm. Die Ektodermzellen bewahren aber nicht die gleiche Erscheinungsweise bis zur Mundöffnung; sie nehmen an Höhe zu und an Länge etwas ab. Diese Beschreibung bezieht sich auf die Exemplare, deren Köpfchen die Kugelform zeigt. Ich sehe sehr

deutlich die letzte Zelle, die mit etwas abgestumpftem Rande die Mundöffnung begrenzt (auf Fig. 1 ist die linke Seite des Köpfchens im optischen Längsschnitt dargestellt).

In der Nähe des Mundes besitzen die Ektodermzellen eine relativ große Ähnlichkeit mit den unter ihnen liegenden Elementen des inneren Blattes. Verfolgt man dieselben von der Mundöffnung nach der Schlundenge hin, so sieht man sie allmählich höher und schmaler werden, so dass die Differenz im Aussehen der beiden Blätter immer größer wird, je mehr man sich der Schlundenge nähert. Ich konnte auch das Ektoderm leicht bis zur Mundöffnung verfolgen. Die Kerne liegen in jeder Entodermzelle basal, sie sind größer und matter als im Ektoderm; die nach innen vorragenden Flächen der Entodermzellen erscheinen, namentlich im unteren Theile des Köpfchens, kuppelförmig vorgedrängt; die Zellgrenzen sind durchweg sehr deutlich, wiederum zeigten sie sich besonders scharf, und scheinen hier zu einer noch mehr ausgedehnten Trennung der Elemente zu führen, an dem hohen, wie ein Cylinderepithel erscheinenden Theil des Hypoblasts.

Im Ektoderm sind die Grenzen der Zellen in dieser Gegend gar nicht deutlich. Es verdient noch erwähnt zu werden, dass im Ektoderm des Köpfchens keine Nesselorgane vorkommen, so wie ich noch einmal betonen will, dass hier das äußere Blatt mit seinen niedrigen eng an einander anschließenden Zellen das Gepräge *eines Epithels* und zwar eines Plattenepithels trägt (alle diese Verhältnisse sind auf Fig. 1 wiedergegeben).

Die Sonderung der beiden Blätter kommt zu Stande durch eine Schicht, die auf einem Flächenbilde als eine scharf gezogene Linie erscheint. Sie gleicht in ihrem Aussehen der Mittelzone, die ich an dem Tentakeldurchschnitt beschrieb. Auch hier darf ich vermuthen, dass in ihr der Sitz der kontraktilen Formbestandtheile sei. Damit ist keineswegs ausgesprochen, dass diese allein das dunkle Band konstituiren.

An einem in Sublimat gehärteten Polypen, den ich so untersuchte, dass ich ihn gerade von oben her betrachtete, machte ich folgende Beobachtung: Stellte ich so ein, dass ich einen optischen Querschnitt durch die Mitte des Köpfchens erhielt, so sah ich, dass die innere Begrenzung der Kopfhöhle nicht rund war, sondern dass vier Wülste in das Innere vortraten.

Es ist von Interesse, dass am Köpfchen die beiden Blätter theilweise einen ursprünglichen Charakter bewahrt haben. Einige Winke für das Verständnis des Köpfchens der Campanularien liefert ein

Vergleich mit Cordylophora. Diese besitzt ein dem Köpfchen entsprechendes Gebilde, den »Rüssel«. Dieser Endabschnitt des Polypoids zeigt dort eine viel größere Indifferenz. Er ist gar nicht von dem übrigen Polypoid geschieden, es sei denn durch eine ganz leichte Einschnürung, die dem Halstheil (*c*) von Clytia an die Seite gesetzt werden darf. Der mehr primitive Charakter dieses kegelförmigen Gebildes darf vielleicht in Beziehung gesetzt werden mit der regellosen Vertheilung der Tentakel, so wie ich, wenn auch mit aller Vorsicht, die Annahme äußern möchte, dass bei den Campanularien in der Lokalisirung der Tentakel auf eine kranzartige Zone ein bedingendes Moment für die weitere Differenzirung und schärfere Abschnürung des Köpfchens zu sehen ist.

Ich gehe über zu der Beschreibung des Haupttheils des eigentlichen Polypenkörpers. Die Höhle, welche dieser Theil umschließt, wird schon von VAN BENEDEN als Magen bezeichnet. Ich will daher im Folgenden diesen Körperabschnitt mit dem Namen *Magentheil* belegen Fig. 1 *V*; vgl. ferner Fig. 4, 5, 11, 12, 13). VAN BENEDEN's Mittheilungen über denselben sind dürftig. Er erwähnt nur den durch die verschiedenen Kontraktionszustände veranlassten Gestaltwechsel des Theiles, verweilt im Übrigen aber dabei, aus einander zu setzen, dass dieser Magen zugleich Leibeshöhle, dass seine Wandungen zugleich Wandungen des Thierkörpers seien. Über den Bau der Wandungen theilt er nichts mit. Wie ich oben erwähnte, ist für ihn die obere Eingangsöffnung in den Magen, die »Schlundenge« REICHERT's, der Mund des Thieres.

CAVOLINI (l. c.) und MEYEN (l. c.) behaupteten, dass der Magen nach unten abgeschlossen sei und sich nicht in die Höhle des Stieltheiles fortsetze. VAN BENEDEN weist diese Annahme zurück. Er sah kleine Körper durch die Mundöffnung in den Magen und von da in den Stiel übergehen, auch konnte er konstatiren, dass dieser Weg bisweilen in der umgekehrten Richtung zurückgelegt werde. Der Thatbestand, der diesen Behauptungen zu Grunde liegt, die »Cirkulation«, wird unten eine eingehende Berücksichtigung erfahren. Auch das, was VAN BENEDEN über eine Befestigung des Magentheils am Boden des Chitinbechers sagt (vgl. Fig. 1, 5, 11, 12, 13 *D*), sei hier nur beiläufig erwähnt. Auch REICHERT hat das Übergangsstück vom Magen zum Stiel einer besonderen Berücksichtigung für würdig gehalten. Aus Gründen, die in dem Gange meiner Untersuchung liegen, verschiebe ich die Besprechung dieses Theiles, der allerdings in das Gebiet des Magentheils gehört, auf einen späteren Abschnitt

meiner Arbeit. Nur den Namen, den REICHERT der Übergangsstelle der Magenhöhle in die Stielhöhle beilegt, will ich erwähnen; er nennt sie: »*Pförtnerenge*« (Fig. 11 u. 12 *py*). REICHERT verwerthet die Anschauungen, die er über den Bau der beiden Blätter im Allgemeinen bei den *Campanularien* gewonnen hat, auch bei der Betrachtung des Magentheils; auch hier bestreitet er den zelligen Bau des Ektoderms, in welcher Schicht er die »kontraktile Substanz« zu erkennen glaubt. Zwischen beiden Blättern liegt nach seiner Ansicht nichts als die »Stützlamelle«; die Existenz einer Schicht kontraktiler Elemente weist er entschieden zurück. Er geht so weit, zu behaupten, dass die Bewegungen der Nahrungsflüssigkeit im Polypenkörper allein durch Kontraktionen des Ektoderms hervorgerufen werden, »unabhängig von den etwa vorhandenen Cilien der inneren Zellenschicht«.

So weit die Angaben der Litteratur über den Magentheil der Campanularien, die damit, so weit ich es habe in Erfahrung bringen können, erschöpft ist. — Bei der Mittheilung meiner Beobachtung werde ich nach einigen Bemerkungen über die Form desselben zuerst die Aussagen gefärbter Flächenbilder, sodann die Schnitte, die theils längs, theils quer zur Längsachse des Thierkörpers gelegt wurden, besprechen.

Der Magentheil (Fig. 1 *V*) gehört seiner ganzen Ausdehnung nach in den Bereich des Chitinbechers, über dessen Randhöhe er auch bei der größten Extension niemals hinaussteigt. In diesem Zustande, der mit der völligen Ausbreitung der Tentakel immer einhergeht, laufen seine Begrenzungslinien mit den Wänden des Bechers ziemlich genau parallel, der ganze Abschnitt hat also die Form eines Kegels mit nach oben gekehrter Basis und nach unten stielwärts gerichteter abgestutzter Spitze. Im kontrahirten Zustande nähert sich seine Gestalt der Cylinderform (Fig. 1 stellt einen mittleren Zustand dar). Am lebenden Thiere nimmt man in der Höhle des Magentheiles (*V.h*) eine lebhafte flimmernde Bewegung wahr.

Die Härtung mit heißem Sublimat und Färbung mit Pikrokarmin oder Boraxkarmin gewährt bereits einen recht guten Einblick in den Bau des Theiles. Das Ektoderm der Tentakel lässt sich ohne Weiteres auf den Magentheil hinüber verfolgen. Es ändert sein Ansehen nicht wesentlich; *auch hier besteht es aus einer Schicht epithelartig an einander gereihter platter Elemente* (Fig. 1 *Ep!*).

Die Begrenzungslinie dieser Schicht nach außen zeigt keine größeren Unebenheiten. Die Grenzen der einzelnen Zellen sind auf

dem Flächenbild nicht deutlich zu sehen, der Inhalt der Zellen erscheint dunkel. Die intensiv gefärbten Kerne (Fig. 1 *n*, n_1, n_2) folgen in durchaus gleichen Abständen auf einander; ich zähle auf dem optischen Längsschnitt 10 solcher Kerne auf der ganzen Länge des Magentheils. Auf der Innenseite (Fig. 1 bei *c* der Tentakel steigt das Ektoderm ganz in der gleichen Weise auf die obere Fläche des Magentheils über, um, wie oben beschrieben, sich zum Köpfchen zu wenden. Verfolgt man das Ektoderm abwärts, so trifft man auf keine beachtenswerthen Veränderungen bis zu der Stelle, wo die seitliche Begrenzung des Magentheils auf die untere Fläche desselben übergeht. *Dort treten nun Komplikationen ein, die für die Erkenntnis des Ektoderms bei den Campanularien überhaupt von hoher Bedeutung sind* und die in dem Kapitel über die Chitinhülle genau besprochen werden (Fig. 1 *D*).

Das Entoderm (Fig. 1 *Ent*) ist auf dem Flächenbilde nicht mit gleicher Deutlichkeit wie das Ektoderm wahrzunehmen. Wohl aber sehe ich, wie es aus der Höhle des Köpfchens auf die des Magentheils übergeht und dieselbe in ähnlicher Weise auskleidet. Bei guter Einstellung sehe ich durch die verhüllende Wandung des Magentheils hindurch die innere Zellschicht mit ihren einzelnen, deutlich von einander abgegrenzten ziemlich hohen Elementen, deren jedes einen großen Kern zeigt (auf Fig. 1 ist rechts der Magentheil im optischen Längsschnitt dargestellt). Das Entoderm der Tentakel (*ax*) ist eine direkte Fortsetzung dieser Schicht vom Magentheil her. In der Schlundenge liegen auf dem optischen Längsschnitt die Zellreihen beider Seiten einander beinahe auf, nur einen schmalen Raum der verdauenden Cavität zwischen sich lassend (*c.h.*). Beide Blätter sind von einander getrennt durch ein ähnliches bandartiges Gebilde, wie an den Tentakeln (Fig. 1 *M*). Über das Wesen dieser mittleren Schicht können nur Schnitte, nicht Flächenbilder Aufklärung verschaffen.

Querschnitte durch den Magentheil ergeben in seiner ganzen Länge immer das gleiche Bild, ein Bild, das, so weit es sich nicht um eine ganz specielle Untersuchung der Beschaffenheit der einzelnen Elemente und besonders der »mittleren Schicht« — und von diesen Punkten sehe ich vorläufig ab — handelt, sich mit wenigen Worten charakterisiren lässt. Zu äußerst (Fig. 4) findet sich immer der, einem schmalen Ringe gleichende Durchschnitt der Theca, des Chitinbechers. Je nach der Höhe, in welcher der Schnitt gelegt ist, trifft man in einem größeren oder geringeren Abstande von der Theca den

Polypenkörper. Das Ektoderm (*Ect*) hat immer das gleiche Aussehen. Stets treffe ich platte, langgestreckte Elemente an, mit dunklerem Inhalt, namentlich einer etwas dunkleren Randzone und stark gefärbten, central gelagerten Kernen *n*. *Ich betone ausdrücklich diese Gleichförmigkeit des Ektoderms, dieses typische Bild der Schicht*, ein Punkt, dessen volle Bedeutung erst durch die Vergleichung mit tieferen Theilen des Polypen in das rechte Licht gestellt wird. Die bandartige »Mittelzone« (*M*) lagert dem Ektoderm eng auf: eine Erkenntnis ihrer Bestandtheile ist mir bisher auch an diesem Theile nicht gelungen: sie zeigt lokal Verdickungen (*M*$_1$), die allmählich nach beiden Seiten verstreichen. Nach dem, was ich gelegentlich der Tentakel und des Köpfchens über die Mittelzone gesagt habe, muss es natürlich erscheinen, dass ich auch hier in sie den Sitz der kontraktilen Formbestandtheile verlege, so wie, wenn eine Stützlamelle, deren Existenz direkt nachzuweisen ich bisher nicht im Stande war, vorhanden ist, sie im Bereiche dieser Mittelzone gesucht werden muss.

Das Entoderm (*Ent*) besteht aus einer Schicht der für dasselbe so charakteristischen Elemente mit ihren großen matten basalen Kernen (*n*) und in das Lumen des Magentheils vorspringenden inneren wulstigen Begrenzungsflächen, von denen auf dem Querschnitt bisweilen fortsatzartige Bildungen sich zu erheben scheinen. Namentlich in Bezug auf das Entoderm lieferten die Längsschnitte wichtigere Aufschlüsse (Fig. 5) und zeigten Formzustände der Elemente desselben, bei denen ich etwas länger verweilen muss. Das Bild des Magentheils auf dem Längsschnitt ist sehr verschieden je nach den Kontraktionszuständen.

Das Aussehen des Ektoderms frappirt bei starker Kontraktion durch die starke Annäherung der Kerne an einander; die Zellen sind viel höher und kürzer als in der Extension; es macht sich diese Änderung der Dimensionen namentlich in der Nähe des Tentakels geltend. Der dunkle Randsaum tritt gut hervor, die Grenzen der Elemente sind noch viel weniger deutlich geworden. Die Zahl der auf einen genau vertikal gelegten Schnitt getroffenen Zellkerne ist immer annähernd dieselbe, und zwar — wie auf dem optischen Längsschnitt — etwa 10. Die Mittelzone (*M*) ist bei starker Kontraktion noch dunkler und breiter geworden, als in der Extension. Beim Abgang der Arme springt sie nach innen vor und trennt meist völlig die entodermale Achse derselben von dem Entoderm des Magentheils. An der entsprechenden Stelle bei Cordylophora beschreibt F. E.

Schulze ein »iris-«artiges Vorspringen der Stützlamelle, das häufig zu einem völligen Abschluss führt. In dem der Schulze'schen Ringmembran ähnlichen Verhalten der Mittelzone an dieser Stelle (*z*) sehe ich einen Beweis dafür, dass diese Zone wenigstens zum Theil der Stützlamelle ihr Dasein verdankt.

Das Entoderm (*Ent*) erscheint auf dem Längsschnitt in der Kontraktion wie ein Cylinderepithel: hohe schmale Elemente, gleichmäßig die Wandungen auskleidend (vgl. Fig. 11 u. 12), auch an der Abgangsstelle der Tentakel keine Veränderungen zeigend. Das eben Gesagte gilt von Individuen, bei denen im Augenblick des Todes Ruhe hinsichtlich der Ernährungsvorgänge bestand; ganz andere, höchst interessante Bilder liefern aber solche Thiere, die beim Verdauen von Nahrungskörpern vom Tode überrascht wurden. Da das Abtödten der Thiere in heißem Sublimat nicht einmal das Einziehen der Tentakel zu Stande kommen ließ, so bewahrte es auch den Elementen des Entoderm die durch die Verdauung bedingten Formzustände, und gestattete, auf Längsschnitten Bilder zu erzielen, die in hübscher Weise den Verdauungsprocess illustriren (Fig. 5). Auf einer wohl gelungenen und für den gegebenen Fall sich gut als Beispiel eignenden Schnittserie fand ich in dem oberen Abschnitt des Magentheils einen ziemlich großen Nahrungskörper (*N*). Er war lichtbrechend, seine Gestalt erweckte den Glauben, dass es etwa eine Gliedmaße einer Crustaceenlarve sei. Am Boden des Magentheils zeigten die Zellen ein normales Aussehen (*a*). Gerade in der Mitte lag ein Element mit großem basalem Kern und einer geraden, nicht aufgewulsteten Begrenzungsfläche nach dem Lumen hin (der auf Figur 5 dargestellte Schnitt ist seitlich an der Pförtnerenge vorbei gegangen). Gegen die Mittelzone hin erscheint das Plasma dunkel und körnig. Auch die benachbarten Zellen waren mit einer solchen dunklen basalen Zone versehen: bereits die neben der erwähnten Zelle gelegenen, mehr noch die der seitlichen Magenwand angelagerten Elemente (*b*) zeigten ein verändertes Aussehen. Eine große, schöne Zelle (*c*) schickt einen pseudopodienartigen Fortsatz (*ps*$_1$) in das Lumen, in der Richtung aufwärts nach dem Nahrungskörper hin. Der Fortsatz entspringt als schmaler Streifen von der Zelloberfläche und verdickt sich dann zu einer kugeligen Masse, die ein körniges Material umschließt (*gl*). Es erweckt den Anschein, als habe das Plasma so eben Nahrungsstoffe umschlossen: wie dieselben mit Hilfe der Pseudopodien in das Zelleninnere gelangen, das zeigt ein ganz in der Nähe befindliches Element (*d*). Die dunkle

Randzone (z) ist in derselben ungewöhnlich dick, sie steigt nach dem Lumen hin empor als ein Strang, der, sich gabelnd (d_1), eine starke Auftreibung der gegen das Lumen gerichteten Zelloberfläche veranlasst. Diese Auftreibung gleicht einem Fortsatze, der im Begriff ist sich mit dem Zellkörper wieder zu verbinden, reich beladen mit einer Menge körniger Nährstoffe (ps_2). In dieser Region herrscht noch eine relativ große Ruhe: steigt man aber weiter aufwärts, so sieht man, wie, je näher dem Fremdkörper, desto mehr die Zellen ihr normales Aussehen verloren haben und wie namentlich an den Theilen, die der Fremdkörper bereits passirt hat, eine solche Änderung der Formen eingetreten ist, dass nichts mehr an das schöne, gleichmäßig gebaute Entoderm erinnert, das doch auf so vielen Präparaten angetroffen wird.

In der Höhe des Nahrungskörpers ist kaum noch ein Lumen der Magenhöhle vorhanden. Von beiden Seiten dringen gleichsam die Plasmamassen (e, e_1) auf ihre Beute ein, doch so, dass jedes Element sich in seiner Weise betheiligt. Die Gliedmaße liegt auf der Oberfläche einer Zelle (e) auf. Diese ist unverhältnismäßig groß, auch in ihren tieferen Theilen mit Nährstoff erfüllt. Von der gegenüber liegenden Zelle (e_1) wird ein kegelförmiger Fortsatz (ps_3) direkt auf den Fremdkörper hin ausgesandt, ein anderer Fortsatz (ps_4) zeigt eine kugelige Anschwellung mit einem helleren Raum im Innern. Wenn diese letzteren Zellen mit der Erwerbung der Nahrung beschäftigt scheinen, so ist wohl anzunehmen, dass die noch höher gelegenen schon mehr oder weniger weit in der Verwerthung desselben fortgeschritten sind. Man findet hier eine, anscheinend zusammenhängende große Plasmamasse (f) mit mannigfachen Schattirungen im Innern. Zellgrenzen sehe ich gar nicht, wohl aber — und das ist das Bemerkenswerthe — an der oberen Wandung des Magentheils eine Zahl von Kernen (n_1, n_2, n_3), die weit größer ist als man sie nach der Zahl der dort sonst anzutreffenden Elemente erwarten durfte. Auf einem Schnitt treffe ich 12 große Kerne neben einander. Andeutungen dunkler Linien treten an der Oberfläche der Plasmamasse auf, auch werden matte Flecke angetroffen, die Kernen nicht unähnlich sind. Es ist nahe liegend, sich vorzustellen, dass in diesem Bereiche des Entoderms eine durch die Nahrungszufuhr angeregte, besonders lebhafte Zelltheilung stattfindet. Das fast gänzliche Verschwinden der Zellgrenzen ist wohl der Beachtung werth.

Die geschilderten komplicirten Vorgänge werden in ihrer Gesammtheit verständlich durch das Gemeinsame, das sich in ihnen aus-

spricht. Es ist die große Individualisirung der Zellen hinsichtlich der Nahrungsaufnahme.

Jede der Hypoblastzellen verhält sich wie eine Amoebe. Der Fremdkörper wirkt gleichsam als ein Reiz: von allen Seiten dringen Plasmamassen auf ihn ein. Von Cilien habe ich auf den betreffenden Präparaten nichts wahrgenommen, auch bin ich wenig geneigt, bei einem solchen Verdauungsakte, wie dem beschriebenen, eine Fortbewegung der Nahrung mit Hilfe der Cilien anzunehmen. Die Funktion der Cilienbewegung liegt auf einem anderen Gebiete und steht mit der unten zu besprechenden »Cirkulation« in engem Zusammenhang. Die Cilienbewegung, ja vielleicht auch die Cilien selbst, tritt wohl mehr im Zustande der Ruhe als in dem lebhafter Verdauung auf.

Wenn beim Erbeuten der Nahrung jede Zelle sich ihre Selbständigkeit wahrt, so scheint bei der, der Verdauung folgenden Fortpflanzung durch Theilung die Individualität theilweise aufgegeben zu werden. Doch will ich mich über diesen Punkt mit aller Vorsicht äußern: immerhin erweckte der Befund an dem oberen Rand des Magentheils den Glauben, als vollziehe sich dort eine lebhafte Kerntheilung, auf welche erst nachträglich eine Sonderung der Plasmamasse folge.

Die Kerne (*n*) im Entoderm sind noch einmal so groß als die im äußeren Blatte: in vielen derselben nahm ich ein Kernkörperchen wahr.

Was bei den Hydroidpolypen im Allgemeinen als *Coenenchym* bezeichnet zu werden pflegt, wird bei der Clytia durch dreierlei Gebilde repräsentirt, nämlich:

1) die Stiele,
2) die Scheiben,
3) die Stolonen.

Da die Kolonien der Clytien die Eigenthümlichkeit besitzen, unverzweigt zu bleiben, so kommt jedem Individuum sein, ihm allein gehörender Stiel, — und den meisten eine besondere Scheibe zu.

Einigermaßen genaue Litteraturangaben über den Bau des Stiels der Campanularien und speciell der Clytien sind nicht vorhanden. Reichert behauptet, dass der »Körper« der Campanularien im »Stengel« durch »Wurzelfüßchen« an die Innenfläche der die Stengel umgebenden Chitinröhre befestigt sei. Auch schreibt er diesem Theile den Besitz einer Stützlamelle zu, die er als ein erstarrtes Exkret seiner »kontraktilen Schicht«, d. i. des Ektoderms, ansieht. Was

über die Chitinhülle des Stiels und ihre Besonderheiten zu sagen ist, werde ich unten gelegentlich der im Zusammenhang gegebenen Darstellung jener Hülle besprechen. Im Folgenden beschäftige ich mich nur mit dem Weichkörper des Stieles, mit dem *Stieltheil* des Polypen, den man am lebenden Thiere in seiner ganzen Länge durch die glasartige Hülle hindurchschimmern sieht (Figur 1 *P*).

Der Stieltheil beginnt mit einem spitz zulaufenden Abschnitt an der Reichert'schen Pförtnerenge, und nimmt von da ganz allmählich, aber beständig an Breite zu. Die Länge ist bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen. An Flächenbildern ist es nicht möglich, einen klaren Einblick in den Bau des Stieltheiles zu gewinnen. Die Zellen, welche den Hohlraum im Stiel umschließen, scheinen keine regelmäßigen Anordnungen zu besitzen, ihre Schicht zeigt eine sehr wechselnde Dicke und sendet an manchen Stellen Fortsätze aus, die an die Reichert'schen »Wurzelfüßchen« erinnern, und lokalen Zellanhäufungen ihren Ursprung verdanken (*an*). Dieselben treten in der Nähe des Magentheils am häufigsten und am mächtigsten auf; sie lassen Beziehungen erkennen zu den Ringen, die hier die Chitinhülle bildet; wo diese fehlen — in der Mitte des Stieles — da sind auch die Begrenzungslinien des Thierkörpers glatt. Im unteren Drittel nehmen dann die Unebenheiten an Mächtigkeit zu; auf dieser Strecke füllt der Stieltheil die Chitinröhre bei vielen Individuen fast ganz aus.

Querschnitte (Figur 6 u. 7, letztere zeigt einen Schnitt, der unmittelbar oberhalb der Scheibe gelegt ist) zeigen zunächst, dass *Ektoderm* und *Entoderm* sich gleichmäßig an dem Aufbau der Wandung der Cavität des Stieles betheiligen. Ihr Verhalten ist aber ein durchaus von dem an den höheren Körperabschnitten beschriebenen abweichendes.

Das Ektoderm (Ect) zeigt nicht mehr einen so regelmäßigen Bau wie am Magentheil, es hat seinen epithelartigen Charakter verloren. Das Ektoderm besteht zwar an vielen Stellen aus *einer* Schicht, aber die Elemente sind wechselnd in ihrer Größe und Aussehen. Ihre äußeren Flächen konstituiren nicht eine allen gemeinsame Begrenzungsfläche.

Der Inhalt der Zellen ist heller als am Magentheil, ihre Form ist viel höher und schmäler. An den meisten Stellen sehe ich die Zellgrenzen (*l*) sehr deutlich.

Mit großer Regelmäßigkeit treffe ich in jedem Kern (*n*) einen großen Nucleolus (n_1). Die Kerne selbst sind sehr groß und stechen von dem Zellinhalt durch ihre Helligkeit ab. Das Plasma ordnet

sich um sie in besonderer Weise an, zipfelartige Fortsätze bildend. Verfolge ich diese auf der inneren Seite, so sehe ich sie mit benachbarten Plasmamassen in Verbindung treten und einen Saum herstellen, der nach innen die Ektodermzellen gegen eine hellere sehr schmale kranzförmige Region (*z*) abgrenzt. Inhaltskörper finde ich in den Zellen nicht direct als solche wahrnehmbar. Es treten nur sehr feine Schattirungen und Körnelungen auf, die den basalen Theil etwas plasmareicher erscheinen lassen, als den distalen.

Es muss nun ausdrücklich betont werden, dass *von der dunkeln Mittelzone, die am Magentheil und den Tentakeln mit so großer Schärfe hervortritt, am Stiel keine Spur vorhanden ist* (siehe Fig. 1, 6 u. 7).

Die Sonderung der beiden Blätter von einander ist demgemäß auf dem Querschnitt eine viel weniger in die Augen fallende, aber sie ist immerhin sehr deutlich. Eine feine scharfe Kontur *l* begrenzt die Entodermzellen (*Ent*) nach außen. Ob sie denselben selbst angehört, muss ich unentschieden lassen. Sie grenzt nach innen den erwähnten helleren Mittelsaum ab. Die Elemente des Hypoblasts (*Ent*) weichen auch ein wenig von denen im Magentheil ab. Es sind kleine platte Zellen, die hier den inneren Hohlraum auskleiden. Das innere Blatt ist einschichtig. Die Kerne *n* sind klein und zum Theil abgeplattet. Die Zellgrenzen sind deutlich. Der inneren Fläche liegt eine etwas dunklere Plasmamasse an. — In dem Hohlraum des Stieles (*P.h.*) herrscht beim lebenden Thiere eine sehr lebhafte Bewegung, die durchaus den Anschein erweckt, als würden kleine Theile mit Cilienbewegung auf- und abwärts befördert. Meine Untersuchungen des lebenden Thieres waren nicht lange genug andauernd und nicht eingehend genug, um das Vorhandensein von Cilien an den Entodermzellen beim erwachsenen Thiere konstatiren zu können. Da ich sie aber bei jüngeren Entwicklungsstadien deutlich sah, und da die Art der wirbelnden Bewegung in allen Stadien sich als die gleiche darstellte, so glaube ich sie auch den erwachsenen Clytien zuschreiben zu können.

Dass beim gehärteten Thier auf dem Querschnitt nichts davon zu sehen ist, kann bei so feinen, schwer zu erhaltenden Gebilden nicht als Grund gegen ihre Existenz im Leben betrachtet werden; auch ist ja die Möglichkeit vorhanden, dass sich die Cilien hier verhalten, wie die von Kleinenberg bei Hydra beschriebenen, die temporär gebildet werden und in das Innere der Zellen wieder aufgenommen werden.

Auf dem Querschnitt findet man den Hohlraum selten leer (Fig. 7).

In einigen Fällen sind es zellige Gebilde, die man im Lumen findet und von diesen ist im Allgemeinen festzuhalten, dass sie sich mechanisch bei der Präparation von dem Entodermbelag abgelöst haben, wie dies auch meist durch entsprechende Lücken in der Entodermbekleidung der Stielröhre dargethan wird. In anderen Fällen aber kann man über den Ursprung der kleinen Körper im Zweifel sein, da sie keinen so deutlich zelligen Charakter haben, und doch wieder in etwas an Zellen erinnern. Mit solchen »Nahrungskörpern« finde ich häufig den ganzen Querschnitt des Lumens dicht erfüllt (Fig. 7 *P.h*). Offenbar sind sie es, die im lebenden Thiere umhergewirbelt werden. In der Litteratur ist ihnen Beachtung geschenkt worden durch VAN BENEDEN[1], der ihrer Bewegung die Bedeutung, theilweise als einer Blutcirkulation, theilweise eines Umtriebes von Nahrungspartikelchen beimisst.

Es begegnen dem Beobachter mannigfache Formen dieser kleinen Körper. Ich finde auf einem Schnitte eine beschränkte Anzahl großer (*a*), und eine bedeutende kleiner (*b*) Formbestandtheile. Sie nehmen den Farbstoff schwer auf, und sind zum Theil stark lichtbrechend; manche sehen aus wie Fettkügelchen. Ich finde da große runde Formen, dann wieder längliche (*c*), eckige, dunkleren Ausschens, die großen liegen mehr dem Rande genähert, die Mitte des Lumens ist dicht erfüllt mit kleinen Kugeln. Dann wieder treten kleine Gebilde auf (*d*), hell, rund mit einem kleinen kreisförmigen Gebilde versehen, die ihrer ganzen Erscheinung nach einem Kern mit Nucleolus täuschend ähnlich sehen.

Es ist wohl der Ort, die Schilderung der thatsächlichen Verhältnisse durch einige erläuternde Betrachtungen zu unterbrechen und sie zugleich dadurch zu beleben. Dass beide Blätter wirklich gemeinsam den Stiel aufbauen, ist wohl nicht zweifelhaft, aber eben so ist es sicher, dass dies in ganz anderer Weise als am Magentheil geschieht. Das Ektoderm ist völlig anders als dort. Ich darf wohl hier vorausnehmen (wofür weiter unten der definitive Beweis geliefert wird), dass jenes Epithel des Magentheils hier am Stiel gar nichts Entsprechendes besitzt, dass also das Ektoderm des Stieles einer anderen Zelllage des äußeren Blattes entspricht.

Was trennt nun am Stiel die beiden Blätter von einander? Welches ist die Bedeutung jener kranzartigen Zone? Stellt sie einen Durchschnitt der Stützlamelle dar?

[1] l. c.

Das Vorkommen der Stützlamelle bei Cordylophora, und nach Reichert auch bei den Campanularien, lässt allerdings vermuthen, dass sie in jener Zone zu suchen seien, aber ich konnte in derselben nichts entdecken, was auf eine hyaline Zwischenlage schließen ließe. Auch über die scharfe Kontur, welche die Entodermzelle umgrenzt, kann ich keine bestimmte Ansicht äußern. Sie hat mit der dunklen Mittelzone des Magentheils nicht die entfernteste Ähnlichkeit. Wenn ich oben der dunklen Mittelzone den Sitz der kontraktilen Elemente zuschrieb, so wird diese Ansicht bestärkt durch das gänzliche Fehlen der Zone am Stiele. Der Stieltheil des Thierkörpers kann keine Bewegung ausführen. Es drängt sich nun die Frage auf, was für eine Funktion dem ektodermalen Gewebe des Stieles zuzusprechen sei. Eine schützende Funktion, wie dem Epithel des Magentheils, kann ihm ja nicht zukommen, eine lokomotorische fehlt ihm auch — sollte nicht vielleicht eine sensorische Funktion dieser Zellen anzunehmen sein?

Der Bau der *Scheibe* ist im Ganzen einfach, doch ist eine eingehende Schilderung um so mehr geboten, als in dieser Beziehung von früheren Autoren nichts gethan ist. Der Polyp haftet mit der unteren Fläche der Scheibe Fremdkörpern fest an, und zwar sowohl Algenblättern, als der Wand von Glasgefäßen, wie ich denn in solchen ihn zuerst auffand, aus der Planulaform entstanden.

Was zunächst bei Betrachtung der Scheibe (Fig. 1 *S*) in die Augen springt, ist, dass der sich in sie fortsetzende Polypenkörper eine *Lappenbildung* (*L*) eingeht. Die äußere, kreisförmige Umgrenzung der Scheibe wird nur von der Chitinhülle (*Ch*) gebildet.

Der Durchmesser der Scheibe beträgt ungefähr ein Dritttheil von der Länge des Stiels. Die Zahl der Lappen beträgt meist fünf häufig auch nur vier. — Auf Flächenbildern sieht man eine kreisförmige Öffnung als Übergangsstelle der Stielhöhle in den Raum der Scheibe, der sich alsbald strahlenförmig zu fünf Hohlräumen erweitert, die den Scheibenlappen entsprechen. Jeder Lappen für sich betrachtet zeigt das Bild eines Dreiecks mit nach außen gekehrter Basis und stielwärts gerichteter Spitze. Zwischen den Lappen springt vom Scheibenrande her ein scharfer Einschnitt (*in*) vor. Schnitte, die parallel der Längsachse des Thieres geführt sind, die also die Scheibe vertikal treffen in der Ebene der Linie ξ auf Fig. 1, geben einen klaren Begriff von ihrem Bau, der an Flächenbildern nicht erkannt wird (Fig. 8 u. 9). Das Gewebe des Thierkörpers, welches den *Scheibentheil* bildet, ist eine direkte Fortsetzung aus dem Stieltheile. Die Betheiligung beider Blätter ist in beiden Theilen eine wesentlich gleiche.

Der Hohlraum zwischen Ektoderm und Chitinhülle ist relativ größer als im Stiele (*II*). Auf dem Querschnitt durch die Scheibe sieht man gleichsam Kammern (Fig. 8), deren Scheidewände durch Chitinbalken (*s*) gebildet werden, und in jeder dieser Kammern nimmt man einen Zellkomplex wahr, zu dessen genauer Betrachtung ich mich nun wende. Indem sich der Lappen nach außen verbreitert, nimmt nicht sowohl das Entoderm an dieser Verbreitung theil, als vielmehr das Ektoderm, das über der Basis der Scheibe in die Ecken eindringend sie ausfüllt. In dem oberen Theil der Scheibe erscheint daher das Ektoderm (*Ect*) nicht sehr von dem des Stieles unterschieden. — Ich sehe Zelle an Zelle in der am Stiel beschriebenen Weise. Wo dann aber das äußere Blatt an Breite beträchtlich zunimmt, gegen den Rand der Scheibe hin, da treten Komplikationen auf. Nach außen sehe ich noch immer *eine* Zellreihe; die Verbreiterung der Schicht entsteht aber nunmehr nicht durch Zunahme der Zellen an Zahl, wenigstens konnte ich nach der Zahl der Kerne auch hier nur eine Schicht von Ektodermzellen konstatiren (Fig. 9 *Ect*).

Bei schwacher Vergrößerung schien es allerdings so, als seien mehrere Schichten ektodermaler Zellen vorhanden; die Anwendung stärkerer Linsen belehrte mich aber darüber, dass das, was ich für Kerne (*x*) gehalten, solche unmöglich sein könnten. Auf dem oberen Theil der Scheibe konnte ich Zelle für Zelle verfolgen; die Kerne (*n*) sind groß und nicht sehr dunkel, wo sich aber das Ektoderm in die Ecken der Scheibenlappen einschiebt, da bereitete die Deutung der Schicht große Schwierigkeiten. Ich führte Schnitte so nahe dem Scheibenrande senkrecht zu deren Fläche, dass nur Ektoderm, gar kein Entoderm getroffen war (Fig. 9 *Ect!*). Es bietet sich mir auf diesen Schnitten folgendes Bild dar. Der ovale Durchschnitt des Zellenkomplexes zeigt mannigfache Schattirungen und Linien, die sich theilweise auf Zellgrenzen beziehen lassen. Im Übrigen erscheint die ganze Plasmamasse körnig und trägt *eigenthümliche Einlagerungen* (*x*). Das Aussehen dieser Einlagerungen ist höchst merkwürdig; wie gesagt hielt ich sie bei ungenauer Prüfung für Kerne. Solche können sie nun gewiss nicht sein. Kerne sind ja daneben sichtbar und erscheinen als große matte Gebilde, während die fraglichen Körper zum Theil kleiner sind und einige ganz charakteristische Merkmale aufweisen. Sie sind stark lichtbrechend: die einen sind rund, die anderen länglich, die meisten besitzen eine eiförmige Gestalt, doch laufen die beiden Pole etwas spitz zu (siehe die verschiedenen Formen x, x_1, x_2). Jeder Körper ist

von einem hellen Hofe umgeben, der deutlich gegen das umgebende Plasma absticht. Die Richtung der Längsachsen ist eine durchaus wechselnde, die Größe ist sehr verschieden, doch mit der Beziehung, dass viele kleine und einige große, unter einander gleiche vorhanden sind. Die großen übertreffen mit ihrem Hofe den Umfang der Kerne. Die Anordnung lässt keine Regelmäßigkeit erkennen; ihr Vorkommen ist nicht lokalisirt, allerdings traf ich wenige nahe der Oberfläche der Zellschicht und wurden sie desto zahlreicher je mehr die Dicke der Schicht das gewöhnliche Maß überstieg. Die Zahl der Körper muss sehr groß sein; auf einem Schnitt, der doch nur $^1/_{200}$ mm Dicke besitzt, sah ich bei variirender Einstellung mehrere Lagen derselben und häufig sah ich im Bereiche eines Lappens 30—40 solcher Gebilde. Auch in dem Theil der Schicht treten sie auf, der zwischen die untere Fläche des Hypoblasts und das Algenblatt sich einschiebt.

Das Ektoderm erscheint durchweg dunkler als das Hypoblast. Dieses besitzt einen regelmäßigen Bau (Fig. 8 und 9 *Ent*, wie an den anderen Theilen des Polypen; auch hier begegne ich der einschichtigen Auskleidung des Scheibenraumes, die durch große Elemente gebildet wird (auf Fig. 1 sind zwei Lappen im optischen Querschnitte [zur Richtung der Achse des Thieres gedacht] gezeichnet). Sie sind hell, ihre Grenzen sind deutlich, die Kerne groß und in der Mitte oder auch ein wenig basalwärts gelagert. Die Zellen haben ein volles, saftiges Aussehen und springen mit gewulsteter Oberfläche in den Scheibenraum vor. Die Frage nach den zwischen beiden Blättern gelegenen Theilen beantworte ich dahin, dass die Trennung in ähnlicher Weise wie am Stiel zu Stande kommt. Eine sehr feine scharfe Trennungslinie umzieht, dem Umfang des Hohlraumes parallel laufend, die entodermale Zelllage. Die Zellgrenzen des Entoderms lassen sich nicht bis an diese Grenzlinie verfolgen, welche letztere auch nicht entfernt mit der am Magentheil vorhandenen Mittelzone sich vergleichen lässt (l_1).

Die lebhafte wirbelnde Bewegung, die ich am lebenden Thiere am Stiele beschrieb, herrscht im Innern der Scheibe in noch größerem Maße vor: ja sie hat hier so recht eigentlich ihren Sitz: in den Räumen, welche die Lappen umschließen, herrscht niemals Ruhe: in verschiedenen Richtungen werden die Körperchen umhergetrieben, um schließlich in den Stiel aufzusteigen. Auf Schnitten findet man daher häufig den Hohlraum dicht erfüllt mit kleinen Formbestandtheilen, die ich oben schilderte; hat man die Scheibe und den unteren Theil des Stieles getroffen, so bietet sich häufig das Bild dar,

dass gleichsam ein Pfropf von solchen kleinen Körpern von unten in den Stiel hineingesteckt erscheint.

Bei einem Rückblick auf die so eben beschriebenen Verhältnisse muss ich zunächst meinen Vermuthungen über das Ektoderm des Scheibentheils und seinen eigenthümlichen Einlagerungen Ausdruck verleihen; Vermuthungen können es ja nur sein, da es mir bisher nicht gelang, im Innern der erwähnten Gebilde Struktureinzelheiten wahrzunehmen. Sie scheinen mir frei in einer Art von Vacuole, — dem hellen Hofe — zu schweben. Dass es Kerne seien, diese Annahme wird nach dem, was ich oben sagte, wohl Niemand aufrecht erhalten. Das Aussehen, die Form vieler dieser Körper lassen mich — wenn auch mit aller nöthigen Vorsicht und Zurückhaltung — die Meinung aussprechen: es sind, oder vielleicht es waren *Nesselorgane*. Ihre Lagerung unter der Chitinhülle muss zunächst befremden. Es ist nicht daran zu denken, dass sie hier in Funktion treten könnten. Aus eben diesem Grunde sage ich, dass es vielleicht solche Organe waren, die nun einer Veränderung anheimgefallen sind.

Bei Betrachtung der Scheibe sehe ich mich mehrfach in der Lage, Dinge herbeiziehen zu müssen, die in einen anderen Theil dieser Untersuchungen gehören, die gelegentlich der *Entwicklung* meiner Clytia eingehender studirt werden sollen. Wenn irgend etwas, so kann es nur die Entwicklung sein, die ein Vorkommen von Nesselorganen im Ektoderm der Scheibe zu erklären vermag. Es genüge hier darauf hinzuweisen, welche Rolle die Scheibe ontogenetisch dem Organismus gegenüber spielt. Es giebt ein Stadium der Clytien, wo von ihnen nichts existirt, als die Scheibe; von dieser entsteht dann der Stiel. Die Planula setzt sich fest und wird ganz zur Scheibe. In dem Ektoderm der Planula finden sich die Nesselorgane in ungeheuren Massen. Besteht daher nicht die Möglichkeit, dass im Ektoderm der festgesetzten Planula und in dem Polypentheile, der der Planula entspricht, noch spät sich Nesselorgane finden? Möglich, dass dieselben, nachdem sie außer Funktion getreten sind, reducirt werden, dass sie bei älteren Individuen vielleicht ganz verschwinden; die von mir untersuchten Clytien waren ja durchweg junge Exemplare und hat daher wohl die Hypothese, *die kleinen, lichtbrechenden Körper als Nesselorgane zu deuten*, nicht etwas so Befremdendes, als es auf den ersten Blick erscheinen möchte.

Der Ort, d. h. das Gewebe, welches die kleinen Körper trägt, kann als ein neues Argument für die Richtigkeit meiner Deutung angeführt werden. Wie KLEINENBERG zuerst nachwies, entstehen

die Nesselorgane nicht im Epithel des Ektoderms, nicht auch in der darunter zunächst auftretenden Schicht, der »Nervenschicht« von Hydra, sondern in Zellen, welche sich zwischen die Elemente der letzten Schicht einschieben; der Sitz der Nesselorgane ist sein »interstitielles« Gewebe. Wenn ich nun frage: was bedingt bei der Scheibe der Clytia die Verbreiterung des Ektoderms? so muss ich zunächst zurückweisen, dass es das äußere Epithel sei, welches durch Zellvermehrung wirke, denn dieses Epithel besteht hier *nicht*. Es kommt also die Schicht in Frage, die am Stiel das äußere Blatt repräsentirt und die sich auch auf die Scheibe verfolgen lässt.

Ich habe nichts beobachtet, was auf eine Zellvermehrung dieser Schicht im Bereiche der Scheibe hinweisen würde, keine größere Anzahl der Kerne. Wo ich die besagte Schicht an der Scheibe nachweisen konnte, fand ich nahe ihrer Oberfläche keine »Nesselorgane«. *Diese liegen mehr in der Tiefe in körniges Plasma eingebettet, ein Plasma, dessen Zugehörigkeit zu dem »interstitiellen« Gewebe ich zwar nicht bewiesen, aber doch wohl wahrscheinlich gemacht habe.* An der einfachen Trennungslinie der beiden Blätter von einander oder in ihrer Nähe kann ich nichts entdecken, das an dieser Stelle mich mit Bestimmtheit das Vorhandensein einer *Stützlamelle* vermuthen ließe. Auch eine nähere Beziehung der Trennungslinie zu einem der beiden Blätter war nicht zu konstatiren. Vom *Entoderm* gilt was ich gelegentlich des Stieles bemerkt habe; dieses Blatt steht durch die völlige Gleichmäßigkeit seines Baues in den meisten Theilen des Polypen in einem recht bemerkenswerthen Gegensatz zu dem Epiblast.

Der Hohlraum der Scheibe fordert zu einigen Betrachtungen auf. Schon die Thatsache allein, dass sich hier eine so bedeutende Kavität befindet (vgl. Fig. 1 *S.h*), ist der Beachtung werth; durch den Umfang der Scheibe und durch den Bau in Lappenform sind Momente gegeben, die für Inhaltskörper eine große Berührungsfläche des Entoderms entstehen lassen. Man kann geradezu von dem Raum der Scheibe als von einem zweiten Magenraume sprechen, obwohl die Funktion dieses Hohlraumes nicht ausreichend definirt ist. Die zahlreichen kleinen Formbestandtheile, die ich so ausführlich beschrieb, vollführen in diesem Hohlraum eine Art Cirkulation, von der man sich leicht denken kann, dass sie die früheren Beobachter zu dem Glauben brachte, dass hier etwas der Blutcirkulation Ähnliches sich fände. So bezeichnet P. J. van Beneden die kleinen Körper als Blutkörperchen. Wie vorhin gelegentlich der Nesselorgane, so sehe ich auch jetzt mich genöthigt, einige Thatsachen der Entwick-

lung herbeizuziehen, um ein richtiges Verständnis der »Cirkulation« beim erwachsenen Thier zu ermöglichen. Die »*Körperchen*« können ja von außen aufgenommene Bestandtheile sein, *sie sind es aber jedenfalls nicht durchweg. Dieses wird bewiesen durch die Thatsache, dass ihre Cirkulation bereits stattfindet zu einer Zeit, wo die Clytia noch nicht einen Mund besitzt.* Wenn aber nicht von außen aufgenommen, können die »Körperchen« keinen anderen Elementen als denen des *Hypoblasts* ihre Entstehung verdanken, oder doch solchen Formbestandtheilen, die mit dem Hypoblast in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung stehen. Wenn diese Thatsache einen Wink bezüglich der Herkunft der Körperchen giebt, so wirft eine andere Thatsache ein Licht auf ihre Bestimmung. *Die ganze Bildung des Polypen geht von der Scheibe aus.* Ihre Elemente müssen es also sein, die den Aufbau des hervorsprossenden Stieles und der höheren Theile ermöglichen und zu Stande bringen. Die »Körperchen« sind es, die dabei ihre Wirkung entfalten. Es steht mit dem eben Gesagten in völligem Einklang, dass die Körperchen in die Höhe getrieben werden.

Das Studium der Entwicklung muss darüber entscheiden, ob es sich hier um eine Art von *Histolyse* handelt oder um den Verbrauch eines Materiales, das noch von der Zeit her, wo das Thier des Mundes entbehrte, in dem Raum der Scheibe, wie in einem Reservoir aufbewahrt würde. Folgendes steht jedenfalls fest: *Es werden kleine Formbestandtheile von dort emporgeführt und zur Ernährung höher gelegener Theile verwandt.*

Am lebenden Thiere ist der Umfang der Scheibe durchaus kreisförmig und größer als der der Chitinhülle, die in ihren Umrissen dem umschlossenen Theil des Thieres entspricht. Am Rand der Scheibe und zwischen den Lappen befindet sich eine, wie es scheint gallertartige Substanz, die wohl die Festheftung der Scheibe besorgt. In dieser Masse sind kleine Formbestandtheile eingelagert, namentlich grüne Kügelchen verschiedener Größe, die ich für Chlorophyll zu halten geneigt bin. Auf der unteren Fläche der Scheibe wird diese Substanz bisweilen der Sitz inficirender Elemente: ich fand sie bei einigen Clytien, die ich in einem Glasgefäß züchtete, bedeckt mit stäbchenförmigen Mikroorganismen, die der jungen Brut den Untergang zu bringen drohten.

Für eine morphologische Betrachtung der Scheibe und eine Vergleichung mit ähnlichen Gebilden bei anderen Coelenteraten fehlt mir jede sichere Basis. Über ihr Vorkommen bei anderen Campa-

nularien habe ich in der Litteratur nichts ermitteln können. Hincks bildet sie nicht einmal bei *Clytia Johnstoni* ab. Bei Cordylophora ist gar nichts Ähnliches vorhanden: es kann das nicht Wunder nehmen, wenn man die gänzlich andere Entwicklungsart jenes Polypen bedenkt, bei dem es niemals zu einer Abflachung der Planula kommt.

Die Form der Scheibe mit ihren fünf radiär gestellten häufig selbst wieder ausgebuchteten Lappen ist eine so eigenthümliche, dass sie wohl zu Vergleichungen anregen kann.

Die Ausdehnung der Kolonien vollzieht sich bei den Clytien auf sehr einfache Weise, ausschließlich mit Hilfe der Stolonen. Die Entstehung der Stolonen beobachtet man sehr häufig. Ein Lappen einer Scheibe zeigt mehrere Einkerbungen, die zwischen ihnen liegenden Theile nehmen eine verschiedene Länge an: einer derselben übertrifft seine Genossen ein wenig und ist somit schon jetzt als junger Stolo kenntlich. Die Dicke der Stolonen ist sehr wechselnd. Einschnürungen und Anschwellungen wechseln regellos ab. Aus dem Stolo wächst entweder unmittelbar ein Stiel auf, oder aber der Stolo bildet eine Scheibe, von der dann der Polyp sich erhebt. Der Bau des Stolo entspricht seiner Entstehungsweise. Man trifft auf dem Querschnitt dieselben Theile in derselben Anordnung wie in der Scheibe (Figur 10).

Die Chitinhülle verhält sich eben so wie dort: zwischen ihr und dem Ektoderm bleibt oft kaum ein freier Raum. Die Ektodermzellen (*Ect*) sind wie am Stiel beschaffen; sie sind von einander deutlich geschieden *l*, doch fällt der Mangel an scharfen Grenzlinien der einzelnen Elemente auf. Nach der unteren Fläche verbreitert sich die Ektodermschicht etwas: auch hier sehe ich vereinzelt ähnliche Gebilde (*x*), wie ich sie für die Scheibe an der entsprechenden Stelle beschrieb. Das Entoderm (*Ent*) zeigt keine bemerkenswerthen Verhältnisse. Seine Zellen sind denen am Stiel sehr ähnlich; auch hier sind die Kerne matt und groß. Die Trennung der beiden Blätter ist scharf (*l*); die Existenz einer besonderen feinen Lamelle ist mir wahrscheinlich, doch kann ich dieselbe nur an einigen Stellen nachweisen. Ein Vergleich meiner Figur mit dem Schnitt, welchen F. E. Schulze durch einen Stolo von Cordylophora abbildet, ist für die Verschiedenheit der bei beiden auftretenden Verhältnisse recht lehrreich.

Ich trete in den wichtigsten und schwierigsten Theil meiner Untersuchungen ein, in die Besprechung des Gehäuses der Clytien und der Campanularien im Allgemeinen. Es ist bisher nichts Spe-

cielles über die Hülle dieser Thiere gearbeitet worden: descriptive Notizen sind vorhanden von VAN BENEDEN, REICHERT u. A., die ich im einzelnen Fall berücksichtigen werde. Aus diesem Mangel an früheren Untersuchungen erwächst mir ein Nachtheil: die Schwierigkeiten, die ich zu überwinden habe, steigern sich, indem ich auf Grund meiner Resultate Anschauungen entgegentreten muss, die tief eingewurzelt sind, Ansichten, an denen bisher nicht gerüttelt worden ist. Wie über die Körperhüllen der Coelenteraten im Allgemeinen, so herrschte auch in Betreff der Campanularien die Überzeugung, *dass die Gehäuse dieser Thiere erstarrte Sekrete darstellen.* Eine genaue Prüfung dieser Ansicht wird im Folgenden versucht werden. Ich habe die Beschreibung des gesammten Weichkörpers der Clytia der Besprechung des äußeren Skelettes vorangehen lassen in der Erwägung, dass auf diese Weise am besten ein richtiges Verständnis des Gehäuses angebahnt wird; denn wenn ich auf den vorigen Seiten auch kaum einmal das Wort »Gehäuse« gebraucht habe, so habe ich doch Vieles über dasselbe bereits ausgesagt; ja, Alles, was ich bisher über das Ektoderm mitgetheilt habe, muss nun in seiner Gesammtheit herbeigezogen und berücksichtigt werden.

Ich werde mich zunächst rein descriptiv verhalten, und gebe eine genaue Schilderung der Chitinhülle der Clytia und der im Bau derselben auftretenden individuellen Schwankungen. Zur Erleichterung des Vorgehens sondere ich das Thema der Chitinhülle in zwei Theile, die sich mir gleich beim Beginn meiner Untersuchungen als naturgemäß zu trennende Abschnitte herausstellten, nämlich in die Besprechung des *Bechers* (Fig. 1 *B*) und der *Stielröhre* (*P* = *Ch*) so wie der *Scheibenhülle* (*S* = *Ch*). Es ist leicht einzusehen, dass diese Theile des Gehäuses nicht ohne Weiteres als gleichwerthig neben einander gestellt werden können. Freilich weiche ich schon in dieser so einfachen Sonderung von früheren Ansichten ab: der Becher und die Stielröhre umschließen völlig verschieden geartete Theile. Die Stielröhre — und auch die Hülle der Scheibe und des Stolos umschließen Gebilde, denen gar keine Beweglichkeit zukommt, während der Becher den eigentlichen Polypenkörper aufnimmt, aber auch zu Zeiten von dem größten Theile desselben verlassen werden kann. Die physiologische Gleichheit ließ auch an eine morphologische Gleichheit glauben.

Der *Becher* stellt einen glockenförmigen Schutzapparat dar. Es ist von systematischem Interesse, dass sein oberer Rand (*B.m*) bei der von mir untersuchten Clytia völlig glatt ist.

Die Substanz, aus der der Becher besteht, ist nicht völlig unempfänglich für Farbstoffe. Mit Pikrokarmin nimmt sie einen schwach röthlichen Schimmer an. Auf dem optischen Querschnitt durch die Wand des Bechers nahm ich wahr, dass bei manchen Exemplaren der Becher leichte Längenfalten besitzt, die seine Umgrenzung wellenförmig mit sechs Erhebungen und eben so viel Senkungen erscheinen lassen (vgl. Fig. 13). Verfolgt man auf dem optischen Längsschnitt die Konturen des Bechers abwärts, so wird man zu einer sehr merkwürdigen Einrichtung geführt, die sich am Boden desselben befindet (Fig. 1 *D!*). Frühere Autoren gedenken dieser Einrichtung und beschreiben sie mehr oder weniger genau, auch deuten sie, aber alle, wie ich glaube, nicht nur ungenau, sondern auch geradezu unrichtig.

Als Benennung für die Einrichtung hat sich von Alters her die Bezeichnung: »*Diaphragma*« eingeführt, die ich acceptire, mehr um der Bequemlichkeit des Ausdrucks willen, als weil ich sie passend finde.

Ich selbst hatte, als ich erst eine beschränkte Anzahl von Clytien untersucht hatte, mir den Namen: »*ringförmiger Fortsatz des Polypenkörpers*« ausgesucht, da ich einen solchen immer wieder an der bezeichneten Stelle fand (dieser Befund ist sowohl auf Fig. 1 *D* wiedergegeben, als auch genauer auf Fig. 11 dargestellt): ich musste mit Recht erstaunen, als ich in der Litteratur stets etwas Anderes an derselben Stelle beschrieben fand, nämlich einen: *ringförmigen Fortsatz der »Chitinhülle«*, ein Diaphragma derselben (vgl. Fig. 12 *D*). Lister ist der Erste, der ihn als solchen bei den Campanularien beschreibt. P. J. van Beneden berichtet, der Magentheil dieser Polypen sei »au fond de la loge« durch einen Chitinring befestigt. Reichert nennt den Theil des Polypen, der sich an der »Pförtnerenge« befindet, das Übergangsstück, dieses soll in einem Theil des Bechers liegen, welcher durch einen auf der Innenfläche der Glocke, d. i. des Bechers, befindlichen Diaphragma von dem übrigen Theil abgesondert wird. Von einem solchen chitinösen Diaphragma ist, wie gesagt, bei sehr vielen Clytien gar nichts vorhanden: es ist etwas ganz Anderes an dessen Stelle zu beobachten. Auf dem optischen Längsschnitt zeigt sich dann folgendes Bild: *An Stelle des Diaphragma trifft man auf einen Zellkomplex ektodermaler Natur, der den Raum zwischen Polypenkörper und Chitinhülle ganz ausfüllt* (Fig. 11). Die bedeutenden individuellen Schwankungen erschweren natürlich die Beschreibung der sich hier findenden Verhältnisse; ich halte mich daher an einige ganz bestimmte Beobachtungsobjekte.

ohne doch solche Exemplare, die ähnliche Erscheinungen darbieten, unberücksichtigt zu lassen.

Ich gehe aus von dem Ektoderm in der mittleren Region des Magentheils Fig. 11 *Ep!*, das ich oben ausführlich beschrieben habe. Zellgrenzen kann ich nicht deutlich wahrnehmen. Verfolge ich nun besagte Schicht abwärts, so sehe ich sie am Boden des Bechers sich verbreitern (bei *a*), nach außen umbiegen (bei *b*), bogenförmig gegen die innere Kontur der Becherwand aufsteigen (bei *c*), sich dieser anlagern und sie eine kleine Strecke weit aufwärts begleiten (bei *d*). Als eine konstante Bildung trat mir ein brückenartiges Gebilde entgegen (*p*).

Das Umbiegen des ektodermalen Epithels suchte ich auf Fig. 11 dadurch deutlich zu machen, dass ich die rechte Seite der Figur im optischen Längsschnitt ausführte, während ich auf der linken Seite das Bild wiedergab, das man bei Einstellung auf die Oberfläche des Bechers erhält. Die dunkeln Kerne, die man auf dieser Darstellung sieht, gehören also dem äußeren Epithel an; betrachtet man die Zeichnung aus einer mäßigen Entfernung, so wird der körperliche Eindruck dieser nach außen und oben umgebogenen Schicht, durch die die tieferen Theile des Objektes hindurchschimmern, noch deutlicher. Zellgrenzen als solche sind zwischen den Kernen nur selten wahrnehmbar, aber die Gewebsschicht erscheint an manchen Stellen in polygonale Felder getheilt, die sich wohl auf Grenzen der Elemente beziehen lassen. Etwas über dem Boden des Bechers geht vom Ektoderm ein zu der Schicht rechtwinklig gestellter Fortsatz aus (*p*); kurz vor der Abgangsstelle sehe ich einen Kern (n_1), gleich hinter demselben, schon dem Fortsatz angehörend, tritt wieder einer (n_2) auf; häufig liegt ein solcher genau an der Abgangsstelle. Der zellige Fortsatz überspannt die sich emporbiegende Ektodermschicht, erreicht die Innenwand des Chitinbechers (bei *e*) und legt sich derselben eng an vermittels einer breiten Fläche. In diesem verbreiterten Ende des Fortsatzes, in unmittelbarer Nähe des Bechers liegt ein Kern (n_3), genau den übrigen des höheren Ektoderms gleichend, nur ein wenig blasser erscheinend. Zwischen dieser Ektodermzelle und dem Becher ist keine scharfe Grenze vorhanden, nur nimmt die Zelle den Farbstoff intensiver auf; die innere Kontur des Bechers erscheint geradezu fortgesetzt in die obere Begrenzungslinie der Zelle.

Verfolge ich die innere Kontur (*f*) weiter nach innen, so werde ich über den brückenartigen Fortsatz hin auf die Oberfläche des

Magentheils geführt. Verfolge ich aber die zarte Grenze zwischen der verbreiterten Endzelle des brückenförmigen Fortsatzes und dem Becher (*g*) abwärts, so werde ich geführt auf die untere Begrenzungsfläche des Ektoderms und schließlich, am Magentheil, auf die innere Begrenzungsfläche der epithelartig gebauten Ektodermschicht.

Das äußere Epithel des Magentheils entsendet den beschriebenen brückenförmigen oder ringförmigen Fortsatz und biegt dann in seiner Gesammtheit nach außen um. Der Magentheil stellt einen Cylinder dar. Die untere Begrenzungslinie dieses Cylinders fällt mit der Umbiegungsstelle des äußeren Epithels zusammen. Ich sehe dann bei vielen Exemplaren Kern an Kern folgen, sie markiren ein allmähliches erneutes Umbiegen des äußeren Epithels nach oben, was zur Folge hat, dass, nachdem der Chitinbecher erreicht ist, sich das äußere Epithel ihm von innen anlegt. So entsteht ein nach oben offener nach unten konvexer Bogen (*a*, *b*, *c*, *d*, *e* des äußeren Epithels, *der eine sehr innige Verbindung des Ektoderm des Magentheils mit der Chitinhülle herstellt.* Sehr häufig liegen auch noch über dem ringförmigen Fortsatz Ektodermzellen, den Becher von innen auskleidend, deren Plasma gegen den Becher sehr wenig scharf absticht. — Die Schilderung ist Längsschnitten entnommen, für die ich als Kontrolle das Bild des optischen Längsschnittes heranzog.

Querschnitte (Fig. 13) zeigen sehr deutlich die überaus innige Verbindung des Ektoderms mit der Substanz des Chitinbechers. An vielen Stellen ist die Grenze des Plasmas gegen die sogenannte Chitinhülle (*gr*) so fein, dass der Becherdurchschnitt wie eine äußere Lage der Zellen selbst erscheint. In unmittelbarer Nähe des Chitins sind Kerne sichtbar, das Plasma nimmt gegen den Becherdurchschnitt an Helligkeit zu. Der in Fig. 13 dargestellte Schnitt ist recht lehrreich. Die Richtung, in der er geführt ist (sie wird auf Fig. 1 durch die Linie *r* angegeben), ist etwas schief zur Längsachse des Thieres. Auf der rechten Seite des Schnittes sind daher etwas tiefer gelegene Theile getroffen, als links. Man sieht hier den feinen Durchschnitt des Bechers, der wellenförmig erscheint (*B*). Zu äußerst am Polypenkörper ist die tiefste Stelle des Diaphragma getroffen, die hier sichtbaren Kerne entsprechen den auf Fig. 11 mit *b* bezeichneten Zellen. Auf der linken Seite ist das zellige Diaphragma mitten durchgeschnitten. Die Zellen entsprechen den auf Fig. 11 mit *c* bezeichneten Elementen. Die Helligkeitsunterschiede innerhalb dieser Zellmasse sind eigenthümlich (*pl*). Unweit der Zellmasse sieht man eine zarte Brücke vom Epithel zum Becher

gehen. An ihren beiden Enden geht die Masse dieser Brücke, hier in Chitin dort in Plasma kontinuirlich über; sie selbst scheint ihrem Lichtbrechungsvermögen nach eher Chitin als Plasma zu sein (*x*).

Nachdem das *Ektoderm* diese merkwürdigen Änderungen seines an den Tentakeln wie am Magentheil so gleichmäßigen Verhaltens erfahren hat, ist es weiter abwärts nur in sehr veränderter Form wieder aufzufinden. Der Hohlraum des Magentheils verschmälert sich sehr bedeutend, es ist an dieser Stelle die Reichert'sche »Pförtnerenge« gelegen (*py*). *An dieser Stelle ist eine ektodermale Lage* (Fig. 11 *Ect.M*; die Rechtfertigung dieser Benennung ergiebt die folgende Schilderung) *vorhanden, aber auch die oberflächlichste Betrachtung kann diese hellen, unregelmäßig gestalteten Elemente nicht einen Augenblick verwechseln mit den platten regelmäßigen Zellen des äußeren Epithels* (*Ep!*), das an der Seite des Magentheils sich befindet und im Diaphragma beschrieben wurde. Die ektodermale Zelllage (*Ect.M*) stimmt an der Pförtnerenge völlig mit den Ektodermzellen des *Stiels* (vgl. Fig. 6 und 7) überein, auf deren Beschreibung ich verweise. Die starke Einschnürung des Magentheilhohlraumes beim Übergang in den Stiel gestattet geradezu von einer unteren Fläche des Magentheils zu reden, auf ihr kann ich die ektodermale Zelllage des Stieles noch wahrnehmen und ich verfolge sie bis zu der Stelle, wo die untere Fläche des Magentheils in die seitliche übergeht. — Setzt sie sich nun weiter aufwärts in das äußere Epithel fort? Nein!

Es besteht an dieser Stelle gar kein Zusammenhang zwischen dem äußeren Epithel und der ektodermalen Zelllage des Stieles. Die große Wichtigkeit dieses Punktes lässt mich ihn ganz besonders betonen. Das äußere Epithel setzt sich eben nicht mehr nach unten fort, es biegt hier stets um, und an seiner Stelle tritt eine Zelllage auf, die nichts mit ihm zu thun hat. Dieselbe zeigt vielmehr ganz andere Zusammenhänge, sie hängt zusammen mit einer anderen, wenn ich so sagen darf, Schicht, jedenfalls einer besonderen Gewebszone, nämlich der *Mittelzone* (Fig. 11 *M*) des Magentheils, der ich oben eine ausführliche Besprechung gewidmet habe.

Auf die Frage nach dem Schicksal dieser Zone, die am Magentheil vorhanden ist und von der am Stiel, wie ich ausführlich dargethan habe, sich keine Spur findet, erwiedere ich: Die Mittelzone hört als solche auf an der Stelle, wo die seitliche Fläche des Magentheilcylinders in die untere Fläche desselben übergeht.

Flächenbilder zeigen bereits einen Zusammenhang der Mittelzone

mit der Ektodermlage des Stieles. Wie dieser Übergang stattfindet, ist eine schwer mit voller Klarheit zu beantwortende Frage. Auf Querschnitten treffe ich eine starke Verbreiterung der Zone, die mit Abnahme ihrer Dunkelheit einhergeht. Auf Fig. 13 sieht man links die deutlich vorhandene, in nichts von dem gewöhnlichen Verhalten abweichende Mittelzone, rechts dagegen bildet sie einen Halbmond von geringer Dunkelheit, der nach innen keine scharfe Grenze besitzt. Solche Schnitte zeigen, dass an dieser Stelle mit der Mittelzone eigenthümliche Änderungen sich vollziehen. Auf dem Längsschnitt scheint die Mittelzone ein wenig dem umbiegenden Epithel in seiner Richtung zu folgen. Vor dem Aufhören der dunklen Mittelzone sehe ich nach innen von ihr eine feine Kontur: verfolge ich sie abwärts, so sehe ich sie übergehen auf die Grenzlinie zwischen Ektoderm und Entoderm an der Pförtnerenge und am Stiel. In unmittelbarer Nähe des tiefsten Punktes, an dem man noch von einer Mittelzone sprechen kann, sieht man bereits eine Zelle von dem Habitus der tiefen Ektodermlage (*Ect.M*). Es scheint, dass die Mittelzone sich verbreitert und allmählich den deutlich zelligen Charakter annimmt, den sie an der Pförtnerenge besitzt.

Das Verhalten des Entoderms beim Übergang in den Stiel vom Magentheil bietet wenig interessante Punkte dar. Fig. 11 und 12 zeigen die Größenabnahme der Zellen, die in den Stiel sich fortsetzen, und berührt jedenfalls nicht im mindesten die hier uns beschäftigenden Fragen. Die Aufmerksamkeit ist und bleibt ausschließlich dem Ektoderm zugewandt. Nachdem ich das Verhalten desselben mit so großer Ausführlichkeit und gewissenhaftester Treue der Wiedergabe des Gesehenen geschildert habe, hebe ich die wichtigsten Punkte hervor, die mir bei einer großen Zahl meiner jugendlichen Clytien entgegentraten.

Es sind folgende:

1) Am Magentheil besteht ein typisches äußeres Epithel: am Stiel nicht (vgl. Fig. 4 und Fig. 6).

2) An der tiefsten Stelle des Magentheils biegt das äußere Epitheil nach außen, dann ein wenig nach oben um und tritt zu dem Chitinbecher in Beziehung (vgl. Fig. 11).

3) Der Zusammenhang zwischen der als Diaphragma bezeichneten Fortsatzbildung und dem Chitinbecher ist ein sehr inniger (vgl. Fig. 13).

4) An der Übergangsstelle in den Stiel tritt eine neue ektodermale Zelllage auf, die mit dem äußeren Epithel in keinem Zusammenhang steht (vgl. Fig. 11).

5) Die Mittelzone des Magentheils hört an dessen tiefster Stelle als solche auf (vgl. Fig. 11).

6) Sie steht mit der neuen ektodermalen Zelllage in Verbindung (vgl. Fig. 11 und 13).

Nach Feststellung dieser Punkte gehe ich nunmehr weiter. Wie ich die Zustände geschildert habe, sind sie bei vielen Clytien, keineswegs aber bei *allen*. Bei vielen lässt sich das Ektoderm auf der Innenfläche des Bechers noch höher aufwärts verfolgen und gerade darin sind die individuellen Schwankungen bedeutend; bei sehr vielen der von mir untersuchten Polypen ist das Verhalten ein ganz anderes und in einer sehr großen Zahl von Fällen durchaus übereinstimmendes, ja, ich darf es wohl schon jetzt aussprechen, es ist vielleicht bei allen in weiter vorgeschrittenem Alter in gleicher Weise zu konstatiren, dass in Übereinstimmung mit den Angaben der früheren Autoren der Beobachter an Stelle des zelligen »Diaphragma« etwas Anderes findet.

Es ist nicht von dem Polypenkörper ein zelliger Fortsatz zum Chitinbecher vorhanden, *sondern von der Innenwand des Chitinbechers ein, aus gleichem Material wie er selbst bestehender Fortsatz zum Polypenkörper* (Fig. 12).

Dieser einfache Befund ist sehr folgenschwer. Es lässt sich ihm im Einzelnen wenig hinzufügen. Es ist ein durchaus gewöhnliches Verhalten, dass man eine starke chitinöse Brücke (*D!*) vom Becher aus nach dem Magentheil hinübergehen sieht. Ihr liegen Zellen (*a*) an, bald mehr oder weniger, in allen nur denkbaren Stadien der Vermittlung. Sehr häufig finde ich genau dasselbe, was ich oben als zellige Bildungen beschrieben, wieder, mit fast denselben Umrissen, — aber in *Chitin!* Da ist dann die Grenze zwischen Chitin und Plasma bedeutend nach innen gerückt. Es tritt nun noch viel klarer hervor, *dass ein Übergang des zelligen Materials in die Chitinsubstanz besteht.* Ich sehe häufig eine vollkommen regelmäßig gebaute Ektodermzelle, darin einen blassen Kern, und als Fortsetzung dieser Zelle Chitinsubstanz (*b*). Es ist fast unmöglich anzugeben, wo das Plasma beginnt und das Chitin aufhört. Es wäre unrichtig zu glauben, dass die Form der Chitinbrücke eine durchaus konstante sei; auch darin ist den individuellen Schwankungen ein weiter Spielraum gegeben, obwohl gewisse fixe Punkte immer wiederkehren. Längsschnitte belehrten mich sehr eingehend über diese Verhältnisse. Eine Quelle von etwaigen Fehlern der Beobachtung lässt sich in diesem Falle durchaus nicht angeben, da das eben

beschriebene Verhalten ein so einfaches, klares und so *allgemein herrschendes* ist, dass es Jedem, der einmal Campanularienpolypen auch nur angesehen hat, nicht unbekannt sein kann. Anders freilich steht es mit dem zuerst beschriebenen Verhalten, bei dem ich die größtmögliche Vorsicht und größte Genauigkeit in der Beobachtung habe obwalten lassen. Durch jenes Stadium bekommt dieses erst seinen Werth: ohne jenes würde dieses schwer erklärlich sein. Die Vergleichung beider Stadien (vgl. Fig. 11 u. 12!) mit Berücksichtigung der individuellen Schwankungen ist es, welche ein Verständnis beider allein ermöglichen kann, so wie die Resultate dieser Vergleichung zusammengehalten mit den früheren Anschauungen über die Chitinhülle der Campanularien entschieden von Werth für die Erkenntnis der Natur derselben sein muss. (Bei dem Stadium des ganz chitinösen Diaphragmas finde ich das Ende der dunklen Mittelzone etwas höher liegend als in dem erst beschriebenen Falle.) — Ich könnte schon jetzt die Resultate dieser Vergleichung aussprechen, ich thue es aus guten Gründen noch nicht und begnüge mich, in descriptiver Form die Verschiedenheiten beider Stadien zusammenzufassen. Der nach außen umgebogene Theil des äußeren Epithels ist umgewandelt in die Substanz des Bechers: wo früher Plasma war, ist Chitin (Fig. 11 und 12). Mit diesem Satze, der Alles in sich fasst, schließe ich die Schilderung der Thatsachen ab, um zu ihrer Verwerthung überzugehen, doch muss ich vorher noch mit wenig Worten die Chitinhülle des Stieles und der Scheibe beschreiben. Indem ich der Besprechung des Bechers eine kurze Darstellung der übrigen Chitinhülle folgen lasse, erinnere ich einerseits an das, was ich oben über die Sonderung des Gehäuses in zwei ungleichwerthige Abschnitte gesagt habe, andererseits an die Beschreibung des Weichkörpers im Stiel und der Scheibe, deren bedeutende Verschiedenheit vom Magentheil ich gründlich betont, und im Einzelnen ausgeführt habe.

Das Gehäuse des Stieles (Fig. 1 $P = Ch$) stellt eine Röhre dar, die in wechselnder Art und Weise vom Weichkörper ausgefüllt wird. Unterhalb des ringförmigen Fortsatzes treten die Wände der Chitinröhre nahe an den Weichkörper heran und erfahren eine Einschnürung, die gemeinsam mit einer gleichen etwas tiefer gelegenen Bildung zur Entstehung eines Chitinringes (Fig. 1 *r*) führt. Die Dicke der Chitinwand ist im Bereiche der Einschnürung ein wenig geringer als in der Mitte des Ringes. Dieses Verhalten ist auf Fig. 1 zu sehen, da rechterseits der obere Theil der Stielröhre im optischen

Längsschnitt dargestellt ist.) An den ersten reihen sind noch sechs bis sieben solcher Ringe. Sie gleichen sich einander nicht immer an Größe; häufig ist der dritte Ring Fig. 1 r_3, kleiner als die anderen; bei den einzelnen Individuen können mannigfache Verschiedenheiten obwalten. Die letzten Ringe sind meistens lang, die Einschnürungen wenig tief. So wird man auf das zweite Drittel des Stieles geführt, das durchaus jeder Ringelung entbehrt. Es stellt eine einfache glatte Röhre vor, deren Wände mit den Begrenzungen der cölenterischen Höhle genau parallel laufen. (Der mittlere Theil dieses Abschnittes ist auf Fig. 1 im optischen Längsschnitt dargestellt.) Eine schwach ausgeprägte Vorwölbung der Wand deutet den erneuten Beginn der Ringelung an. Das untere Drittel besitzt eine gleiche Anzahl von Ringen wie das obere. Hier sind die Ringe weiter und namentlich über der Scheibe relativ kurz. Die Weite der Chitinröhre, die ganz allmählich von oben nach unten zunimmt, beträgt im Bereich der unteren Ringe das Doppelte von der in den oberen Ringen (vgl. auch Fig. 7). Der Weichkörper nimmt, wie der Durchmesser des ganzen Stieles, allmählich gegen die Scheibe hin an Ausdehnung zu und füllt im unteren Drittel des Stieles die Höhle häufig fast ganz aus (Fig. 7).

Das geschilderte Verhalten des Stieles ist einer großen Zahl völlig ausgewachsener Individuen entlehnt; es dürfen jedoch nicht die zahlreichen und bedeutenden Verschiedenheiten in seinem Verhalten übergangen werden. Exemplare, die durch manche Eigenthümlichkeiten ein jugendliches Alter verrathen, lassen meist an sich wahrnehmen, dass der Weichkörper den Stiel weit mehr ausfüllt, als ich es oben andeutete (vgl. Fig. 14). Namentlich im unteren Dritttheil ist dann der Raum zwischen der inneren Kontur der Chitinröhre und dem Ektoderm auf ein Minimum reducirt, die Erhebungen des Weichkörpers in den Ringen sind viel bedeutender. Ein bedeutendes Schwanken tritt dann weiterhin auf in der Ringelung des Stieles, was für die systematische Bestimmung nicht ohne Interesse ist. Ich muss der Ansicht Ausdruck geben, dass ich in der Ringelung kein systematisches Charakteristikum erblicken kann. Gegenbaur[1] bildet eine Campanularie ab, die die größte Ähnlichkeit mit meiner Clytia besitzt, von einem Stolo erheben sich in gleichmäßigen Zwischenräumen unverzweigte Stiele, wie bei meinen Polypen. Nur zwei Unterscheidungspunkte finde ich: erstens ist der Becher gezähnt,

[1] l. c.

zweitens der Stiel ganz geringelt. Der erste Punkt lässt den Polypen als der Clytia Johnstoni ähnlich erscheinen. Hincks bildet diesen Polypen aber mit einem Stiel ab, der völlig dem meiner Clytia gleicht, und die gleiche Zahl von Ringen am oberen und unteren Ende aufweist.

Nun finde ich auf den Algenblättern, die meine Clytia tragen, eine sehr große Zahl von Polypen, die sich sonst in nichts von den als echte Clytien kenntlichen unterscheiden, aber einen völlig geringelten Stiel besitzen. Dann wieder bin ich auf viele Individuen gestoßen, die ein mittleres Verhalten erkennen ließen, der Stiel war geringelt, doch war in der Mitte die Andeutung einer Glättung wahrzunehmen. Die Zahl der Ringe blieb sich aber immer gleich, da sie durchweg 12 bis 14 betrug.

Die Polypen mit ganz geringeltem Stiel waren meist klein, viele waren noch nicht völlig ausgewachsen. Große und schön entwickelte Exemplare entbehrten nie der mittleren glatten Partie des Stiels. Das regelmäßige Zusammentreffen von Erscheinungen, die auf ein geringeres Alter der betreffenden Thiere hinweisen, mit völliger Ringelung des Stieles, machten mich geneigt, auch in dieser selbst nichts Anderes als ein Charakteristikum des jugendlichen Alters zu sehen.

Bei einer allgemeinen Betrachtung des Stieles scheint mir vor Allem hervorgehoben werden zu müssen, dass durch die eigenthümliche Einrichtung an dem Boden des Bechers eine feste und innige Verbindung des Thieres und seines Gehäuses hervorgebracht wird. Die sich daraus für den Stiel ergebenden Folgerungen betreffen zunächst einmal das Fehlen einer Möglichkeit, *dass der Weichkörper des Stieles irgend einer Bewegung fähig sei.* Es fragt sich sodann, was zwischen dem Weichkörper und der Röhrenwandung vorhanden sei. Es wird nur eine Ausfüllung durch Flüssigkeit anzunehmen sein. Derselbe (Fig. 1 etc. *H*) ist oben gegen das umgebende Medium fest abgeschlossen. Diese Folgerung aus dem Verhalten des »Diaphragma« scheint mir von Werth, weil sie zu einer Betrachtung auffordert über die Beziehung dieses Hohlraums im Stiel zu dem Organismus. Wird nicht jede Druckänderung im umgebenden Medium auf diesen Hohlraum einwirken?

Auch was die Eigenthümlichkeiten der Chitinröhre, was die Ringe betrifft, scheint mir mit der einfachen Beschreibung derselben wenig gethan; ich glaube, man darf, ja man muss sich fragen, ob diesen Gebilden, deren schöne Regelmäßigkeit auf etwas Gesetz-

mäßiges, das bei ihrer Entstehung obwaltete, hindeutet, nicht irgend welche funktionelle Beziehungen zukommen.

Nunmehr erscheint wohl die Sonderung der Chitinhülle in zwei Abschnitte, die durch die Region des Diaphragma von einander getrennt sind, als voll berechtigt. Die Punkte, die eine Vergleichung beider Abschnitte mit einander ergiebt, liegen sehr klar zu Tage; folgende Sätze mögen an die Hauptpunkte erinnern:

1) Vom Diaphragma aufwärts stellt die Chitinhülle eine frei endigende Vorragung dar, die einen frei beweglichen, mit äußerem Epithel versehenen Abschnitt des Polypenkörpers umschließt (vgl. Fig. 1, 11, 12).

2) Vom Diaphragma abwärts stellt die Chitinhülle einen geschlossenen Hohlcylinder dar, der einen unbeweglichen, des äußern Epithel ermangelnden Abschnitt des Polypenkörpers umschließt (vgl. dieselben Figuren).

Die Hülle der Scheibe (Fig. 1 *S = Ch*) ist eine Fortsetzung der Stielhülle, zu der sie sich genau so verhält, wie der Weichkörper der Scheibe zum Weichkörper des Stieles. Die Hülle liegt dem Ektoderm meist eng auf, in der mittleren Gegend der Scheibe: in den Randregionen ist der trennende Raum größer (Fig. 8 u. 9). Die Lappenbildung der Scheibe prägt sich auch an der Hülle auf das deutlichste aus (Fig. 1). Schnitte weisen nach, dass die Sonderung in Lappen zu einer wirklichen Spaltung der Hülle führt (Fig. 8, 9 *in*). Zwischen zwei Lappen geht jedes Mal ein trennender Spalt durch die Chitinmasse hindurch, unten ein wenig sich erweiternd. Es kommt somit niemals zwei Lappen eine gemeinsame Chitinhülle zu. Die äußerste Kontur der Scheibenhülle färbt sich stark und gleicht fast einer Membran, da sie sich abzulösen vermag (Fig. 9). Gegen das Algenblatt hin senkt sie sich, unter flachem Winkel sich dem Blatt anlegend: die innere Kontur der Scheibenhülle biegt unmittelbar über dem Blatt nach innen um, so dass die Masse des Chitin wie von oben nach unten zusammengedrückt und verbreitert erscheint (Fig. 9). Sie setzt sich, so viel ich sehe, in eine dünne Lage Chitin fort, die den Weichkörper vom Algenblatt trennt und dem letzteren eng aufliegt (Fig. 8 u. 9 oberhalb *Al*). Zu Seiten eines Spaltes, der die Lappen von einander trennt, ist eine ziemlich dicke Chitinschicht wahrzunehmen (Fig. 9 *s*), deren innere Begrenzungslinie dem Umrisse des den betreffenden Lappen erfüllenden Weichkörperabschnitts ungefähr parallel läuft. Auch hier ist die basale Verbreiterung der Chitinmasse wahrzunehmen (Fig. 9 bei *in*).

Das gallertige Material, dessen ich oben als am lebenden Thiere wahrnehmbar Erwähnung that, liegt zwischen den Lappen der Chitinhülle, welche genau die Lappenform des Weichkörpers wiedergiebt, muss sich also *außerhalb* der Chitinhülle des Thieres befinden. Dies ist Alles, was über das Gehäuse der Scheibe zu sagen wäre; über die *Hülle am Stolo* brauche ich kaum etwas hinzuzufügen.

Form und Dicke der Chitinhülle ist am Stolo wie an der Scheibe, der Hohlraum wird fast ganz vom Weichkörper erfüllt Fig. 10 *Ch*. Auch an der Scheibe und am Stolo bleibt die Möglichkeit einer Beweglichkeit ausgeschlossen. Über den Vorgang der Spaltung der Chitinhülle an der Scheibe kann nur das Studium der Entwicklung näheren Aufschluss geben.

Bei der Verwerthung des bisher descriptiv dargebotenen Materiales handelt es sich zunächst um eine Prüfung der bisher aufgestellten Ansichten über die Natur der Chitinhülle der Campanularien. Lassen sich die Befunde, die ich beschrieben habe, mit ihnen in Einklang bringen, so bin ich gern bereit, jene alten Anschauungen aufrecht zu erhalten: wo nicht, so will und muss ich eine neue und befriedigende Antwort auf die Frage, wie das Gehäuse der Campanularien aufzufassen ist, geben. Der Standpunkt, von dem aus diese Antwort zu ertheilen sein würde, ist klar: die Beschränkung auf den Bau des erwachsenen Thieres weist ihn mir an, es ist der zusammenfassende Blick auf die gesammte Organisation meiner Clytia, die entscheiden wird, und es ist die *Anwendung* der etwaigen Antwort auf die *Deutung* der *Körperschichten*, die die Probe geben wird. Die Vergleichung dieser Körperschichten mit den Keimblättern der höheren Thiere ist zu nahe liegend, als dass ich mich in diesem Punkte ganz passiv verhalten sollte: bei den Problemen, die mich auf den folgenden Seiten beschäftigen werden, hat sich mir in manchen Punkten als ein Leitstern, dessen Führung mich nie im Stich ließ, erwiesen die Schrift Kleinenberg's über *Hydra* und die fruchtbaren, gedankenreichen Winke, die dieser Forscher darin niedergelegt hat.

Meinungsäußerungen, die speciell auf die Gehäusebildung der *Campanularien* gerichtet sind, finden sich nur spärlich und zwar bei denselben Autoren, deren ich schon mehrfach im Laufe dieser Arbeit gedacht habe.

Die Abweichungen der einzelnen von einander sind gering: alle stimmen darin überein, *dass die Chitinhülle der Campanularien ein*

erstarrtes Sekret sei. Da ist zunächst P. J. van Beneden zu nennen, der von dem »Polypier« sagt, es verhalte sich zum Polypen wie die Schale der Mollusken zum Leibe dieser Thiere (s. o. Einleitung). Nicht mit der gleichen Entschiedenheit äußert sich Kölliker in seinen Icones histiologicae. Indem er über die Skeletbildungen bei Polypen im Allgemeinen spricht, ist seinen Worten anzumerken, dass er die Entstehung der Polyparien durch Epithelausscheidungen nicht durchweg als sicher nachgewiesen betrachtet, in seinen Andeutungen liegt ein schwacher Hinweis auf die Möglichkeit, die äußeren Skelette bei einzelnen Hydroiden als Gewebe aufzufassen. Er spricht sich aber nicht deutlich über diesen Punkt aus. Reichert dagegen lässt auch nicht den leisesten Zweifel über die Natur der Chitinhülle als eines Sekretes zu. Er sagt mit unzweideutigen Worten, das äußere Skelet der Hydrozoen sei als ein erhärtetes Exkret der »kontraktilen Schicht« — d. i. das Ektoderm — anzusehen.

Kann nun diese Ansicht vor einer gründlichen Prüfung bestehen? *Ist die Chitinhülle der Clytia ein erstarrtes Sekret?*

Diese Frage wird mich zunächst ganz ausschließlich beschäftigen. Kann bei der Clytia von einem erstarrten Sekret die Rede sein? — um sich darüber klar zu werden ist es nöthig, sich einstweilen ganz von den mitgetheilten Thatsachen zu emancipiren und sich theoretisch eine Chitinhülle zu konstruiren, die einer erstarrten Flüssigkeit ihre Entstehung verdankt. Ausgeschieden muss diese Flüssigkeit werden von der äußeren Zelllage der Planula, die die Cilien trägt, »also von dem äußeren Epithel«. Das Wesen dieser Zellen kann durch ihre sekretorische Funktion keine Änderung erfahren; es muss also beim ausgewachsenen Thiere sowohl am Magentheil, wie am Stiel, wie an der Scheibe ein äußeres Epithel angetroffen werden. Dieses muss sich an allen Theilen durchaus gleichartig verhalten. Liegt doch gar kein Grund vor, wesshalb sich an einem Theile die Sekretion in anderer Weise, als am anderen vollziehen sollte. Es ist also eine daraus resultirende nothwendige Bedingung, dass sich die äußere Gewebsschicht nebst dem von ihr ausgeschiedenen Gehäuse an allen Theilen gleichartig verhalte. Wie muss man sich das Gehäuse nach oben hin endend vorstellen? Ein plötzliches Aufhören darf nicht erwartet werden, weil das nur durch ein plötzliches Sistiren der Sekretion an einer bestimmten Zellenzone erklärt werden könnte, eine Ungleichmäßigkeit, für deren Annahme gar kein Grund vorliegt. Es wird sich also etwa unterhalb der Tentakel das Gehäuse der Körperoberfläche anlegen und ganz allmählich

nach oben hin verstreichend, in eine dünne Lamelle auslaufen. Die Ausscheidung wird nicht kontinuirlich erfolgen, es werden zeitliche Unterschiede dabei sich geltend machen und einen geschichteten, lamellösen Bau der Körperhülle herbeiführen. Die Dicke der Hülle wird mit dem Alter des Thieres zunehmen. Solche Verhältnisse existiren faktisch bei gewissen Hydroidpolypen. Sie sind in der schönsten Weise von F. E. Schulze für Cordylophora beschrieben worden. Dort verhält sich das Ektoderm am Magentheil wie an dem Stengel durchaus gleichmäßig; das Ektoderm jenes Theiles geht, ohne eine Änderung zu erleiden, in das des Stieles über. Das Wachsthum der Chitinhülle vollzieht sich in der angedeuteten Weise. Die Wand des Polyparium wächst durch Auflagerung von innen und auf Kosten des inneren Lumens. Nur die innerste der Lamellen der Hülle lässt sich in die Cuticularbekleidung der jüngsten Triebe verfolgen. Jede Lamelle ist das Produkt einer Saison. Am Stolo tritt eine Verdünnung sämmtlicher Lamellen auf der dem Fremdkörper aufliegenden Seite ein. Die Polypoide werden von eigenthümlichen Fortsetzungen des Polyparium, den »Calyces«, eingehüllt. Frühere Beobachter lassen die Chitinröhre oben scharf abgeschnitten sein. Nach Schulze's Beobachtungen dagegen »setzt sich die zarte Chitinlamelle, welche als eine noch nicht völlig erstarrte leicht biegsame Schicht die Übergangsstelle des Coenenchyms zum Polypoid deckt, noch direkt in eine etwas anders geartete Hülle des hinteren Theiles dieses letzteren fort«, welche er als Kelche bezeichnet. »Die Wandung dieses Kelches liegt mit ihrer Innenfläche dem Weichkörper des Polypoids unmittelbar auf, ist eben so hyalin und strukturlos, aber weicher und von viel schwächerem Lichtbrechungsvermögen, als die letzte Partie der Stielhülle«. Er hebt dann noch einmal hervor, dass der Rand oben durchaus nicht glatt abgeschnitten, sondern weich sei. Er fügt hinzu: »Natürlich darf dies so beschaffene End- oder Aufsatzstück des Polyparium nicht mit jener starren glattrandigen Kapsel, der sogenannten Theca, verwechselt werden, deren Besitz eine ganze Hauptabtheilung der Hydroidpolypen, die Thecophora, charakterisirt.«

Dass die Hülle der Cordylophora ein erstarrtes Sekret ist, wird wohl Niemand bezweifeln. Mit eben derselben Gewissheit muss Jeder, der unbefangen die Schilderung F. E. Schulze's mit der Beschreibung vergleicht, die ich von dem Gehäuse der Campanularien gegeben habe, zu dem Ergebnis gelangen. *dass die Chitinhülle der Clytia nicht einer erstarrten Flüssigkeit ihre Entstehung verdankt.*

Es könnte fast überflüssig erscheinen, die Beweisführung dieses Satzes in allen einzelnen Etappen durchzugehen. Ich werde es dennoch thun. Wäre die Chitinhülle der Clytia ein erstarrtes Sekret, so müssten folgende Bedingungen erfüllt sein:

1) Es müsste an allen Theilen ein deutlich ausgebildetes, nirgends wesentlich alterirtes äußeres Epithel des Ektoderms vorhanden sein.

2) Der Übergang dieses Epithels vom Magentheil zum Stiel dürfte sich nicht als eine wesentlich differente Stelle markiren.

3) Der Becher müsste der Stielhülle ganz gleichwerthig sein.

4) Der Becher müsste dem Calyx der Cordylophora homolog sein.

5) Der Becher dürfte oben nicht glatt abgeschnitten sein.

6) Das Wachsthum des Gehäuses müsste von innen durch Ablagerung neuer Schichten erfolgen.

Ad 1) Die Beobachtung lehrt, dass ein schönes äußeres Epithel zwar an den Tentakeln, am Köpfchen und am Magentheil der Clytia vorhanden ist, dass es aber am Stiel, an der Scheibe und an den Stolonen gänzlich fehlt. Ich habe nachgewiesen, dass das Ektoderm des Stieles mit dem des Magentheils in keinem Zusammenhang steht; ich habe darauf hingewiesen, dass auch die ungenaueste Beobachtung das Ektoderm des Stieles nicht für ein äußeres Epithel halten kann. Ich habe gezeigt, dass das Verhalten des gesammten Ektoderms am Magentheil völlig anders als am Stiel ist. Dieser Punkt ist erledigt: *das Gehäuse der Clytia ist hiernach wenigstens kein Sekret.*

Ad 2 Das Epithel geht vom Magentheil auf den Stiel überhaupt nicht über. Die Übergangsstelle vom Stiel in die höheren Theile markirt sich als eine höchst differente Stelle. Das Epithel des Magentheils biegt um *und geht in den Becher über. Dieser kann also kein Sekret sein.*

Ad 3) Der Becher ist der Chitinhülle des Stieles keineswegs gleichwerthig. Es war die erste, einfachste und natürlichste Sonderung der Chitinhülle, die ich gleich zu Anfang vornahm und in ihrer vollen Berechtigung durch die ganze Besprechung des Gehäuses durchgeführt habe. Die Theile, welche Becher und Stielhülle umschließen, sind so gänzlich verschiedener Natur, dass nur die oberflächlichste Betrachtungsweise beide mit einander in eine Linie stellen kann. Wenn aber der Becher kein Sekret ist, so können auch die übrigen Theile des Gehäuses kein Sekret sein. Wollte man nun den an sich absurden Einwand machen und sagen: »Nun wohl, der

Becher mag kein Sekret sein, aber die Stielhülle ist ein solches«, so supponirte man eine völlige Trennung beider Theile von einander, eine Sonderung, von deren Nichtvorhandensein ein Blick auf Campanularien hinlänglich überzeugt. *Auch die Stielhülle ist kein Sekret.*

Ad 4) Dass der Becher der Campanularien etwas völlig Anderes ist, als der Calyx der Cordylophora hat SCHULZE bewiesen. *Ist eben jener Calyx ein erstarrtes Sekret, so kann der Becher der Clytia kein solches sein.*

Ad 5) Der Becher der Clytia ist ein frei vorragendes Gebilde, das weit vom Polypenkörper absteht und oben scharf abgeschnitten ist. Bei der von mir untersuchten Form endet er glattrandig, bei anderen Species ist er gezahnt, bei noch anderen bietet er andere Zustände dar. Bei *Campanularia Syringa* z. B. endet er oben mit einer besonderen Deckelbildung. In keinem Falle steht er mit seinem oberen Theil mit dem Polypenkörper in irgend welchem Zusammenhange, — *er kann also von demselben nicht ausgeschieden sein.*

Ad 6) Das Wachsthum des Gehäuses der Clytia erfolgt nicht durch Auflagerung von neuen Lamellen von innen her. Nicht nur, dass keine Verkleinerung des trennenden Lumens zwischen dem Weichkörper und dem Gehäuse mit zunehmendem Alter des Thieres eintritt — wie es SCHULZE für Cordylophora beschreibt —, die Hülle hebt sich vielmehr von dem Weichkörper ab. Die Hülle besteht auch nicht aus Lamellen. Man vergleiche nur einen Schnitt durch einen Stolo der Clytia mit einem solchen von Cordylophora und sehe zu, ob von der Verdünnung aller Lamellen auf der dem Fremdkörper anliegenden Seite auf meinem Präparat etwas zu sehen ist (Fig. 10).

Auch dieses Argument spricht mit der größten Entschiedenheit gegen die Natur des Gehäuses als eines erstarrten Sekretes. Es ist somit der Beweis geliefert, dass das Gehäuse der Campanularien etwas Anderes sein muss als ein erstarrtes Sekret. — was es ist, dies zu entscheiden wird die Aufgabe der folgenden Seiten sein.

Die eigenthümlichen Änderungen, die sich an der als »Diaphragma« bezeichneten Stelle mit dem Ektoderm vollziehen, will ich nunmehr zu deuten versuchen. Wenn am Magentheil ein äußeres Epithel vorhanden ist (Fig. 1, 4, 5, 11, 12, 13), am Stiel aber fehlt (Fig. 1, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12), so muss es doch wohl an der zwischen beiden Theilen liegenden Strecke Fig. 1, 11, 12, 13 besondere Differenzirungen eingegangen sein. Man kann doch nicht die Annahme machen, dass es am Stiel wirklich fehle. Wie sollte

ein solches Fehlen einer Schicht, die allen Coelenteraten gemeinsam ist, erklärt werden? Es kann sich doch nur um ein scheinbares Fehlen handeln. Es ist auch hier das äußere Epithel vorhanden, aber in modificirter Form. Welches morphologische Substrat soll nun am Stiel dem Epithel des Magentheils entsprechen? Es bleibt keine Wahl; — wenn nicht die Hülle des Stieles jener Zellschicht entspricht, so fehlt sie hier wirklich (Fig. 6, 7). Die Annahme des Fehlens entbehrt aber so sehr jeglicher Begründung, dass die andere, einzig und allein bleibende Möglichkeit genau erwogen werden muss. Sie erhält neuen Boden durch die Betrachtung der außerordentlich innigen Verbindung, in welche das Epithel vor seinem Aufhören mit dem Gehäuse tritt (Fig. 13). Welcher Natur ist diese Verbindung? Entsendet der Polypenkörper einen Fortsatz, der ihn an einer ihm völlig fremden Hülle befestigt? Es ist keine Verbindung im eigentlichen Sinne des Wortes, es ist geradezu ein Übergang des Epithels in die Hülle, die an dem Diaphragma zu konstatiren ist (Fig. 11, 13). Die Grenze zwischen Plasma und dem sogenannten Chitin ist eine ganz unbestimmte, schwankende und individuell verschiedene (Fig. 11, 12, 13).

Es waren vor Allem zwei gänzlich verschiedene Bilder des Diaphragma, die ich oben beschrieb und mit einander verglich (Fig. 11 und 12!). Theile, die bei einzelnen Individuen aus zelligem Material modellirt waren, kehrten bei anderen genau in derselben Form wieder, aber sie bestanden hier aus der Substanz des Bechers. Es ließen sich alle Zwischenstufen aufstellen, die ein allmähliches Zurückweichen der Zellschicht bewiesen, ein Substituirtwerden ihrer Substanz durch Chitin außer Zweifel setzten.

Ich konnte keine Belege dafür finden, dass die neue Substanz etwa einer Intercellularsubstanz entspräche, vielmehr wurde ich durch die Vergleichung der verschiedenen Stadien zu dem Resultate gedrängt, das ich hier noch einmal aussprechen will:

»*Der nach außen umgebogene Theil des äußeren Epithels ist umgewandelt in die Substanz des Bechers, wo früher Plasma war ist Chitin*« (Fig. 11 u. 12!).

Da diese Umwandlung des äußeren Epithels *nicht theilweise, sondern in toto* erfolgt, *so ist sie als ein Differenzirungsprocess aufzufassen.*

Das schwankende Verhältnis des Diaphragma deutet auf rudimentäre Zustände hin. An der Stelle, von der aus der Becher entsteht, wird beim erwachsenen Thier ein Process in seinen letzten

Phasen angetroffen, der eben den Becher bildete. Eine unbefangene Betrachtung meiner Abbildung zeigt, dass man bei Fig. 11 von einem kleinen zelligen Becher sprechen kann, als dessen unmittelbare Fortsetzung der chitinöse Becher erscheint (vgl. auch Fig. 1). Der Becher stellt sich somit dar als eine Fortsatzbildung, für deren ursprünglich völlig zellige Natur ich unten weitere Belege anführen werde (Fig. 1 *B*). Die Entstehungsweise für die übrige Hülle muss nun doch wohl der des Bechers gleichen. Ist jener umgewandelte zellige Substanz, so ist es die ganze Chitinhülle. Es kann hierin um so weniger ein Zweifel obwalten, als das an sich so räthselhaft scheinende Verhalten des Stieles (Fig. 6, 7) nunmehr als die schönste Bestätigung der Anschauung erscheint, welche das Studium des Diaphragma's erweckte. Es fehlt ja wirklich die Zellschicht am Stiel, die sich am Diaphragma in Chitin umwandelt. Die Hülle des Stieles ist also die umgewandelte Zellschicht (Fig. 6 u. Fig. 4).

Diese Betrachtungen führen zu der Auffassung, die mich selbst Anfangs befremdet hat, die aber die unabweisbare Folge der gewissenhaften Würdigung der beobachteten Thatsachen ist. Das Gehäuse der Campanularien ist ein Differenzirungsprodukt des Ektoderms. Eine ganze Zellschicht, das gesammte äußere Epithel, wandelt sich bis zu einem bestimmten Punkte hinauf in die Chitinhülle um.

Ist dieser Befund etwas in der Abtheilung der Coelenteraten allein Dastehendes, weicht er gänzlich ab von dem, was bei anderen Hydrozoën über das Schicksal des äußeren Epithels bekannt ist, oder giebt es Anknüpfungspunkte an andere Formen, die geeignet wären Licht zu werfen auf das Verhalten der Campanularien? Dank den Untersuchungen von Kleinenberg sind solche Anknüpfungen möglich, sind ähnliche Zustände bekannt geworden und zwar bei *Hydra*. Auf seine Angaben, die für mich sehr werthvoll geworden sind, muss ich genau eingehen. Bei der Zusammenfassung seiner Resultate über den Bau der Hydra bezeichnet er das Ektoderm derselben als aus zwei Geweben bestehend, dem Neuromuskelgewebe und dem interstitiellen Gewebe. Er fügt hinzu[1]: »Beide Gewebe sind keine Epithelien. Der gänzliche Mangel an äußerem Epithel muss sehr auffallend erscheinen, und ich gestehe, dass dieser Umstand mich selbst gegen meine Auffassung des Ektoderm misstrauisch machte. Die Entwicklungsgeschichte löste das Räthsel. Ganz eben so wie

[1] l. c. pag. 27.

bei höheren Thieren entsteht bei Hydra als erste Differenzirung des gefurchten Keimes eine äußere Epithelschicht (Hornblatt).« »Diese verwandelt sich in die sogenannte Eischale und wird beim Ausschlüpfen des jungen Thieres abgeworfen.« Die Bildung der äußeren Keimschale wird mit großer Genauigkeit beschrieben bei Hydra viridis und H. aurantiaca[1]. Bei der letzten treten eigenthümliche Modifikationen auf: die Zustände von H. viridis sind einfacher Natur. Nach Beendigung der Furchung ist ein typisches äußeres Epithel vorhanden. Die Zellen desselben differenziren sich in sehr eigenthümlicher Weise. Ich verweise in Betreff der einzelnen Stadien des Vorganges auf Kleinenberg's Worte[2]. Die Einschlüsse der Zellen weichen zurück. An der freien Fläche der Zelle wird ein von Einschlüssen freier Saum bemerklich, dessen Lichtbrechungsvermögen stärker geworden ist. Er erscheint glasartig glänzend und nimmt den Farbstoff schwächer auf. Der Kern erleidet Veränderungen, die schließlich zu einer Vermischung der Kernsubstanz mit der Zellmasse führen. So bildet sich ein den Keim überziehendes Häutchen. Es verhält sich gegen chemische Agentien sehr indifferent und seiner Resistenz gegen Säuren und Alkalien nach scheint es aus einer körnigen oder chitinösen Masse zu bestehen. Die Umwandlung der Zellsubstanz greift immer tiefer, so dass »am Schluss des Vorganges der Keim anstatt von einer Lage nackter prismatischer Zellen von einer 0,04—0,05 mm dicken, sehr harten Chitinschale umgeben ist«. Kleinenberg[3] hebt die Wichtigkeit hervor, die die Entstehung der äußeren Keimschale für die Auffassung der Cuticular- und Epidermoidalbildungen besitzt. Er betont die Schwierigkeit der Entscheidung darüber, »ob eine an der Oberfläche von Zellen entstehende feste Substanz durch direkte Umwandlung des Plasmas oder durch flüssige nachträglich erstarrende Ausscheidungen gebildet wird«. Die folgenden Zeilen sind von der größten Wichtigkeit für den Vergleich mit dem Schicksal des äußeren Epithels bei Clytia[4]: »Für die äußere Schale des Hydrakeimes, deren Form aus dem weichen Plasma aufs genaueste vorgebildet wird, scheint es mir immerhin zweifellos, dass von der Ausscheidung einer erstarrten Flüssigkeit nicht die Rede sein kann, sondern dass hier die schichtenweise fortschreitende Umsetzung des Plasmas in Chitinsubstanz stattfindet.« »Es ist wichtig zu entscheiden, ob die Umwandlung eine totale ist, oder ob die Zellen nur gewisse Sub-

[1] l. c. pag. 66 f.
[2] l. c. pag. 67, 68.
[3] l. c. pag. 72.
[4] l. c. pag. 72, 73.

stanzen nach außen absetzen.« »Es ist ersichtlich, dass aus der Antwort die morphologische Werthigkeit der fraglichen Bildung sich ergiebt. So unterscheiden sich Epidermoidalgebilde und Cuticularbildungen.« »Die ersteren sind stets einem Gewebe homolog; die letzteren sind Intercellularsubstanzen und ähnlichen Absonderungsprodukten gleich zu setzen.« »Ich kann nicht zweifelhaft sein, in welche dieser beiden Kategorien die äußere Schale des Hydrakeimes unterzubringen ist.« »Sie entsteht durch totale Umwandlung der ganzen äußeren einschichtigen Zelllage des Keimes und jedes der sie zusammensetzenden Elemente ist eine Zelle, die, wenn sie auch in Folge der Umsetzung des Plasmas in Chitinsubstanz jede Vitalität, jeden eigenen physiologischen Werth verloren hat, dennoch ihre morphologische Äquivalenz behält; *die Schale ist daher eine epidermoidale Bildung und in Beziehung zum ganzen Keim ein Gewebe desselben.*«

Diese Thatsachen bilden eine mächtige Stütze meiner Anschauungen. Die weitere Ausdehnung des Vergleiches zwischen Clytia und Hydra behalte ich mir noch vor; fürs erste beschäftigt mich allein das *Schicksal des äußeren Epithels des Ektoderms bei beiden.* Es ist für beide das gleiche; was bei Hydra zu einem vergänglichen embryonalen Organ wird, treffen wir bei der Clytia als Gehäuse wieder. Wenn bei Hydra die Keimschale im Plasma genau vorgebildet ist, und in chitinöse Substanz umgewandelt wird, so ist für Clytia etwas ganz Ähnliches der Fall. *Der Becher ist eine ursprünglich ganz zellige Fortsatzbildung, die von der tiefsten Region des Magentheils an von diesem entspringt.* Ich habe ausgewachsene Polypen gefunden, wo die Chitinisirung des Bechers erst erfolgt. Das Aussehen einer solchen Clytia ist auf Fig. 1 *B* wiedergegeben worden.

Auf den ersten Blick ist die ganze Erscheinung eines solchen Individuums eine so sonderbare, dass, als zum Beginn meiner Untersuchungen solche Thiere mir entgegentraten, ich es mit pathologisch veränderten Individuen zu thun zu haben glaubte. Wie dann allmählich meine Ansichten über das Gehäuse eine so große Umwandlung durchmachten, holte ich die Präparate dieser sonderbaren Formen wieder vor und ward durch ihr Studium endgültig in der gewonnenen Überzeugung befestigt. Es sind mäßig große Individuen, um die es sich handelt (Fig. 1 *B*). Das Köpfchen *Pr*, die Tentakel *T* sind fertig ausgebildet und wohl entwickelt. Über die Gestalt des Magentheils kann man Anfangs im Zweifel sein. Fixirt man die äußersten Begrenzungslinien der äußersten Tentakel und verfolgt diese Linien abwärts, so sieht man sie, wie bei allen Clytien,

direkt in die seitlichen Begrenzungslinien des Magentheils übergehen (bei *a*). Diese Begrenzung sieht man aber nur hindurchschimmern durch den umhüllenden Becher (*B*), der keineswegs die glasartige Beschaffenheit besitzt, die man gewöhnlich antrifft. Verfolgt man, genau auf die Begrenzung des Magentheils einstellend, das äußere Epithel abwärts (über *b*, *c* nach *d*), so sieht man es an der tiefsten Stelle des Magentheils umbiegen, sich aufwärts wenden und den Becher ganz bilden (*e*, *f*, *g*). Zu äußerst wird nicht zelliges Material angetroffen, sondern eine dünne Lage einer stark lichtbrechenden Substanz von Chitin (*Ch*).

Der optische Längsschnitt durch den Becher zeigt also *die Wand desselben noch zum Theil aus zelligem Material bestehend, das in einem von außen nach innen fortschreitenden Chitinisirungsprocess begriffen ist.* Innerhalb des zelligen Materials ist es schwer, Einzelheiten wahrzunehmen. Die Zellgrenzen, die ja im äußeren Epithel überhaupt schwer wahrzunehmen sind, sind auch hier nicht deutlich, die ganze Substanz erscheint dunkel und gekörnt, Zellkerne sind an einigen Stellen noch sichtbar. Die Chitinlage, die etwa ein Drittel der Becherwand misst, lässt sich bis zum oberen Rande verfolgen (*B.m*). Dieser ist glatt. Stellt man auf die Oberfläche des Bechers ein (die linke Seite der Fig. 14 ist in dieser Weise gezeichnet), so ist das Bild ein eigenthümliches. Neben deutlichen Zellen nimmt man veränderte Elemente wahr (*p*, *q*, *r*). Namentlich fallen ziemlich große, kreisförmige Gebilde (*s*, *t*) auf, die wie Vacuolen aussehen.

Ich habe nicht die Absicht, an dieser Stelle auf den Vorgang der allmählichen Umsetzung des Plasmas in Chitin näher einzugehen. Die Untersuchung desselben wird die Einzelheiten des sich hier darbietenden Bildes weiter aufklären. Der Vorgang ist ja studirt von Kleinenberg; für den Nachweis der Natur des Gehäuses kommt es weniger in Betracht, wie sich die Umwandlung vollzieht, als dass sie wirklich stattfindet. Der Hohlraum des Stieles (*P*) wird ganz vom Weichkörper ausgefüllt, die Chitinhülle (*P* = *Ch*) erscheint nur wie eine äußere Lage desselben. Die wichtigsten Argumente für die Natur der Chitinhülle als eines Differenzirungsproduktes des Ektoderms sind also folgende:

1) Der Becher ist eine ursprüngliche zellige Fortsatzbildung (Fig. 1 *B*).

2) Die individuellen Schwankungen bei erwachsenen Clytien liefern alle Stadien der von außen nach innen und von oben nach

unten fortschreitenden Differenzirung des Bechers in Chitinsubstanz (Fig. 11, 12).

3) Als Rest des zelligen Bechers bleibt ein zelliges Diaphragma bestehen. Oberhalb desselben ist das äußere Epithel nicht differenzirt; am Magentheil ist keine Chitinhülle, am Stiel ist ein Gehäuse (Fig. 11).

4) Bei älteren Individuen ist auch das Diaphragma zu Chitin geworden (Fig. 12).

5) Es besteht ein ganz gleichartiges Verhalten des äußeren Epithels bei Clytia und bei Hydra.

Ad 1) Dieser Satz wird durch meine Abbildung Fig. 1 *B* illustrirt. Er schließt den, wie ich glaube, schlagendsten Beweis in sich, dass der Becher weder ein erstarrtes Sekret, noch ein intercellulares Ausscheidungsprodukt, sondern dass er ein Gewebe repräsentirt. Was erst zellig ist, dann in toto zu Chitin umgewandelt erscheint, gehört ohne Zweifel zu den Epidermoidal- und nicht zu den Cuticulargebilden. Der Becher ist also etwas zum Thiere selbst organisch Zugehörendes. *Der Becher ist aus dem Ektoderm differenzirt.*

Ad 2 Wie ich oben sagte, kann man sich das Diaphragma auf Fig. 11 als einen kleinen rudimentären Becher vorstellen. Der so sehr innige Zusammenhang des Plasma mit dem Chitin erscheint nun ganz natürlich.

Ad 3) Das Diaphragma wird ausschließlich vom äußeren Epithel formirt. Dieses geht ganz in dasselbe und somit von hier aus abwärts in die Chitinhülle über. Oberhalb der Stelle hat es sich sein typisches Gepräge bewahrt. Der Magentheil hat keine Chitinhülle. Dieser Mangel wird physiologisch ausgeglichen durch die Bildung des Bechers, der einen Schutzapparat vorstellt. Der Magentheil und die Tentakel, bedürfen einer anders gearteten Umhüllung, als der Stiel. Die Erhaltung des äußeren Epithels und die Bildung des Bechers lassen sich wohl verstehen in ihrer Anpassung an die Bedürfnisse des Thieres. Am Stiel kann ein äußeres Epithel gar nicht erwartet werden. Sein Fehlen ist eine Bestätigung dafür, *dass die Stielhülle als aus dem Ektoderm differenzirt aufzufassen ist.*

Ad 4) In der bis an den Magentheil heran erfolgenden Chitinisirung des Diaphragma erkennen wir die letzten Stadien des gesammten Differenzirungsprocesses des Ektoderm. Die Chitinbrücke (Fig. 12 *D!*), die vom Boden des Bechers zum Weichkörper geht, muss als etwas ganz Unverständliches erscheinen, wenn man die

früheren Stadien nicht berücksichtigt. *Keine* andere Auffassung kann auch nur ihre Existenz verständlich machen, als die von mir vertretene Anschauungsweise.

Ad 5) Ich darf wohl der Vermuthung Raum geben, dass Hydra nicht die einzige Form ist, für die mit der Zeit sich Anknüpfungspunkte an die Gehäusebildung der Campanularien ergeben werden. Dieser *eine*, so vortrefflich untersuchte und sicher nachgewiesene Fall einer Umwandlung des äußeren Epithels bei Hydra bestätigt meine Auffassung von diesem Gewebe auf das schönste und lässt die bei den Hydren und bei den Clytien auf gleiche Weise entstehenden Gebilde als einander homolog erscheinen.

Einwände gegen diese meine Beweisführung müssten sich geradezu gegen die Richtigkeit der Beobachtungen wenden, auf denen ich meine Folgerung basirt habe. Ich habe es aber keineswegs an der nöthigen Vorsicht und einer strengen Kontrolle meiner Untersuchungen fehlen lassen. Wer die Thatsachen anerkennt, auf denen sich meine Anschauungen vom Gehäuse der Campanularien aufbauen, — und es ist in der That nicht schwer sich durch eigenes, auch nur einigermaßen genaues Betrachten von Campanularien von der Richtigkeit meiner Beobachtungen zu überzeugen, — der kann sich nicht gegen die Resultate verschließen, zu denen ich gelangt bin, und die ich in ihren Hauptsachen in folgende Sätze zusammenfasse:

1) Die Chitinhülle der Campanularien ist ein Differenzirungsprodukt des Ektoderms, ist ein Epidermoidalgebilde, ist einem Gewebe gleichwerthig.

2) Der Becher ist eine Fortsatzbildung.

3) Die Chitinhülle der Campanularien ist der äußeren Keimschale von Hydra homolog.

Diese Resultate sind das Ergebnis meiner gesammten Studien an der erwachsenen Clytia; sie werfen wiederum ein Licht auf Alles, was ich über den Weichkörper mitgetheilt habe. Wenn ich daher zum Schluss eine Betrachtung des Baues meines Polypen im Ganzen folgen lasse, so erscheint mir das um so mehr nothwendig, als die vergleichende Betrachtung, die ich auf KLEINENBERG's Hydra stützte, bisher nur so weit geltend gemacht wurde, als es sich direkt um das Gehäuse handelte. Wohl mit Recht sehe ich eine Bestätigung für die Richtigkeit meiner Auffassung des Gehäuses darin, dass diese mit einem Schlage mir den Bau der Clytia im Allgemeinen verständ-

lich macht, ihn mir sehr klar und einfach und in Übereinstimmung mit Zuständen verwandter Formen erscheinen lässt. Freilich muss ich gleich hier bemerken, dass auch ungelöste Fragen noch genug vorhanden sind, so weit es sich um eine *Deutung der Körperschichten der Campanularien* handelt.

Bei dem klassischen Vergleiche der Körperschichten von Hydra mit der Embryonalanlage der Wirbelthiere zeigt KLEINENBERG, wie die Möglichkeit eines solchen Vergleiches gänzlich vernichtet würde, wenn man dabei allein die Schichten der erwachsenen Hydra in Betracht ziehen wollte. Die Entwicklungsgeschichte liefert den trefflichsten Beweis für die Berechtigung des von KLEINENBERG versuchten Vergleiches, indem sie das äußere Epithel, das der erwachsenen Hydra fehlt, als Anfangs vorhanden nachwies. Dieser, von außen nach innen gerechnet *ersten* Schicht steht bei meiner Clytia ein Homologon zur Seite in einer zweifachen Form: 1) An den Tentakeln, am Köpfchen und am Magentheil das äußere Epithel. 2) an allen übrigen Theilen die Chitinhülle (Fig. 1).

Als einheitliche Benennung werde ich für dieses Gewebe meiner Clytia den Namen der »*Epidermisschicht*« gebrauchen. Sie ist homolog der Keimschale der Hydra, somit auch dem Hornblatt der Wirbelthiere.

KLEINENBERG sagt: »Während bei den Wirbelthieren das Hornblatt mit in die Organisation des definitiven Körpers aufgenommen wird und als Epidermis eine schützende Decke — gleichsam eine bleibende Schale — für die ganze äußere Oberfläche des erwachsenen Thieres darstellt, geht dasselbe bei Hydra in ein vergängliches embryonales Organ über.« Auch bei der Clytia persistirt das Hornblatt; auch bei ihr bildet es »gleichsam eine bleibende Schale«, und liefert einen neuen Beweis für die Richtigkeit der KLEINENBERG-schen Betrachtungsweise. Der Scharfblick dieses Forschers tritt in den folgenden Sätzen besonders klar zu Tage. Ich muss seine eigenen Worte anführen, weil sie in so inniger Beziehung zu Allem stehen, was ich angeführt und dargethan habe: »Für die hier vertretene Auffassung muss es natürlich von entscheidender Bedeutung sein, wie sich die entsprechenden Bildungsvorgänge, bei den übrigen Coelenteraten gestalten. Der Keimschale ähnliche Bildungen finden sich, so viel ich weiß, außer bei Hydra im ganzen Stamme nicht.« — Allerdings finden sich, zwar nicht gerade ihr ähnliche, aber homologe Bildungen. An die Campanularien hat KLEINENBERG, wie es scheint, gar nicht gedacht. Sie haben vielleicht F. M. BALFOUR

vorgeschwebt, als er jene bemerkenswerthen Zeilen niederschrieb, die ich in der Einleitung citirt habe. Kleinenberg fährt fort: »Viele der höheren Formen besitzen dagegen unzweifelhaft ein echtes, äußeres Epithel — es ist also anzunehmen, dass bei ihnen, eben so wie bei den Wirbelthieren, die Epithelschicht des äußeren Blattes erhalten bleibt. Bei denjenigen der festsitzenden Hydroidpolypen aber, deren Bau im Wesentlichen dem der Hydra gleich zu sein scheint, die jedoch aus einer flimmernden Larve hervorgehen, kommt es darauf an, ob die cilientragende äußere Zellschicht wirklich direkt in ein bleibendes Gewebe übergeht. Ehe wir speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen haben, werden wir die Frage als eine offene betrachten müssen«. Die Schwierigkeit, eine Anknüpfung an die Tubularien zu finden, ist in diesen Worten ausgedrückt. Was Cordylophora betrifft, so habe ich oben sehr deutlich meine Ansicht dahin geäußert, dass ich ihre Hülle als nicht dem Gehäuse der Campanularien homolog erachte.

Auf die *Epidermisschicht* der Clytia folgt eine tiefere Ektodermlage (Fig. 4, 6, 7, 11, 12 *M*, *Ect*, *Ect*, *M*), die sich an den oberen Theilen des Polypen ganz anders verhält, als am Stiel und an der Scheibe. Diese »tiefe Ektodermlage« nannte ich am Magentheil »Mittelzone«. Am untersten Abschnitt des Magentheils geht sie in das Ektoderm des Stieles über. Ich will im Folgenden für die genannte Schicht den Namen »Mittelschicht« gebrauchen, wobei ich mich ausdrücklich dagegen verwahre eine Beziehung zum Mesoderm auch nur andeutungsweise ausgesprochen zu haben. Ich wähle einen möglichst indifferenten Namen, um nicht etwa irgend welche Analogien vermuthen zu lassen, von deren Existenz ich nicht überzeugt bin. Was folgt nun bei *Hydra* auf die »Epidermisschicht«? Das Ektoderm des erwachsenen Thieres. Dieses besteht wieder aus zwei Geweben, dem interstitiellen Gewebe und seiner mehr oberflächlichen Lage, »die aus sehr eigenartigen Zellen zusammengesetzt ist, deren Körper als reizleitender nervöser Theil sich darstellt, während ihre kontraktilen Fortsätze eine unzweideutige, aber höchst einfache Muskulatur bilden«. Der Lage nach entspricht meine *Mittelschicht der Clytia dem Neuromuskelgewebe der Hydra*. Dieses letztere ist aber homolog 1) dem Nervenblatt, 2) der Muskelanlage der Wirbelthiere.

Ich darf somit in der Mittelschicht den Sitz nervöser und kontraktiler Formbestandtheile vermuthen. Für die Existenz letzterer sind ganz unzweideutige Beweise vorhanden. Die Mittelschicht er-

scheint genau bis zu dem Punkte abwärts, wo das Gehäuse in eine feste Verbindung mit dem Magentheil tritt, als eine breite dunkele Schicht, deren Eigenthümlichkeiten oben hinlänglich beschrieben wurden. Einen Zusammenhang mit der *Epidermisschicht* konnte ich nicht konstatiren. Dass ich — indem ich die Schnittmethode in Anwendung brachte — keine Struktureinzelheiten in dieser Schicht wahrnahm, erscheint für die Beurtheilung derselben nicht allzu wesentlich. Vergleiche ich die Mittelzone, also den dunkeln bandartigen Theil der Mittelschicht mit dem Neuromuskelgewebe, so treten mir folgende Differenzpunkte entgegen:

1) Die Mittelzone zeigt nichts von den großen Zellen jenes Gewebes.

2) Die kontraktilen Fortsätze jenes Gewebes konstituiren nicht eine so mächtige Muskellage, wie sie die Mittelzone repräsentirt.

3) Die Lage ist für beide Formen eine ganz verschiedene. Durch das Zugrundegehen der Epidermisschicht gelangt bei Hydra das Neuromuskelgewebe an die Oberfläche. Die Reize der Außenwelt treffen sie direkt. Die Mittelzone liegt geschützt unter der Epidermisschicht. Reize können sie nicht ohne Weiteres erreichen (Fig. 4!).

Die Eigenschaft der Kontraktilität kommt der Mittelzone in sehr hohem Maße zu. Ich kann über ihre Natur keine entschiedene Meinung äußern, aber vermuthungsweise darf ich dem Ausdruck geben, was sich mir aus der Vergleichung mit dem Neuromuskelgewebe der Hydra als wahrscheinlich resultirt.

Die Formbestandtheile der Mittelzone scheinen mir im höheren Maße muskulös als nervös differenzirt zu sein. Die Reizbarkeit und namentlich die Fähigkeit Reize fortzuleiten will ich der Schicht keineswegs abstreiten, aber ihre geschützte Lage lässt sie mir nicht gerade als specifisch nervöse Elemente erscheinen.

Ganz anders verhält es sich mit der Mittelschicht am *Stiel*. Hier ist die Existenz kontraktiler Formbestandtheile gar nicht denkbar. Der Weichkörper des Stieles kann keine Bewegungen ausführen: ich verweise auf die oben gegebene Betrachtung dieser Verhältnisse.

Anstatt der »Muskellage« finde ich hier große unregelmäßig geformte Elemente (Fig. 6!). Vergleiche ich diese Zelllage mit dem Neuromuskelgewebe, so kann ich eine gewisse Ähnlichkeit in der allgemeinen Form der Zellen mit der oberflächlichen Lage der Hydra allerdings nicht verkennen (Fig. 6 und Kleinenberg Hydra Taf. I Fig. 7). Eine etwas hellere, allen, wie es scheint, gemeinsame Zone, ließ mich an eine von allen konstituirte besondere Lage der Form-

bestandtheile denken, doch bedarf dieser Punkt neuer Untersuchungen. Immerhin möchte ich als möglich hingestellt haben, dass diese Zellen in nervöser Richtung differenzirt sind. Welche Reize sollen sie aber von außen her treffen, da die Hülle sie gegen die Außenwelt abschließt? Es können Erschütterungen des umgebenden Mediums auf sie wirken (vgl. das oben über den Stiel im Allgemeinen Gesagte), und da ein Zusammenhang mit der muskulösen Mittelzone vorhanden ist, könnten vielleicht Reize, die in Form von Wellen den Stiel treffen, eine Kontraktion der höheren Theile des Polypen erzeugen. Es sind dieses Probleme, die noch ihrer Lösung harren. Vielleicht wird ein Studium der Entwicklung des Polypen in dieser Hinsicht fördernd wirken. Das Entoderm der Clytia bietet keine Schwierigkeiten des Verständnisses dar.

Diese Betrachtung der einzelnen Körperschichten der Clytia, so wenig befriedigend sie auch im einzelnen Fall sich gestalten mag, würde jeder Basis entbehren, würde überhaupt zu keinem Resultate führen, wenn sie von dem Standpunkte aus unternommen würde, der hinsichtlich der Organisation der Campanularien bisher herrschend war.

Dass ich hoffen darf, hierin eine kleine Erweiterung unserer Kenntnisse angebahnt zu haben, gewährt mir Befriedigung und ermahnt mich zur weiteren Ausdehnung dieser Untersuchungen, die sich zunächst auf die Entwicklung der Clytia richten werden. Wenn ich durch meine bisherigen Studien in diesem Gegenstand ein Resultat erzielt habe, so verdanke ich das vor Allem der Lektüre von Kleinenberg's Schrift über die Hydra.

Diese Untersuchungen wurden im April 1883 in Villafranca begonnen und im Laufe des Winters 1883/84 in Berlin vollendet.

Berlin, 23. Februar 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV—XXVII.

Für alle Figuren gemeinsam gelten folgende Bezeichnungen.

Ent Entoderm,
Ect Ektoderm,
Ch Gehäuse,
B Becher (Theca),
T Tentakel,
Pr Köpfchen,
c Halstheil,
V Magentheil,
P Stieltheil,
S Scheibentheil,
L Lappen der Scheibe,
D Diaphragma,
Pr.h Köpfchenhöhle,
c.h Halsenge,
V.h Magen,
py Pförtnerenge,
P.h Stielhöhle,
S.h Scheibenhöhle,
P = *Ch* Gehäuse des Stiels,
S = *Ch* Gehäuse der Scheibe,
M Mittelzone,
Epi äußeres Epithel des Ektoderms,
H Hohlraum zwischen Weichkörper und Chitinhülle,
Bm oberer Rand des Bechers,
n Kern,
n_1 Nucleolus,
l_1 äußere Begrenzung des Entoderms.

Fig. 1 *A*. Eine erwachsene Clytia, nach einem Sublimat-Pikrokarmin-Präparat gezeichnet. Die beweglichen Theile des Polypen sind im Zustand mittlerer Extension dargestellt. Außer den allgemein gültigen Bezeichnungen finden sich auf der Figur folgende:

w Wülste des Ektoderms an den Tentakeln, *u* Nesselorgane, *o* Mund, *ax* entodermale Zellachse des Tentakels, ax_1 basale Zelle, ax_2 äußerste Zelle dieser Achse, *s* Grenzen der Entoderm-

zellen des Tentakels gegen einander, *k* kolbenförmig aufgetriebenes Ende des Tentakels, *Ba* eine Diatomee im Becher liegend, r, r_3 Ringe der Chitinhülle des Stieles, *an* lokale Verdickungen des Weichkörpers im Stiele, *in* Einschnitte in die Chitinhülle der Scheibe zwischen den Lappen.

Einzelne Theile der Clytia sind im optischen Längsschnitt dargestellt, 2 Tentakel; man sieht die entodermale Zellenachse, ferner auf der rechten Seite den Magentheil, dessen Wandung durch *Ect*, *Ent* und eine beide trennende sehr dunkle Mittelzone (*M*) dargestellt wird. Das *Ect* trägt das Gepräge eines »äußeren Epithels« (*Ep!*).

D! bezeichnet das bei dieser Clytia noch ganz aus zelligem Material bestehende Diaphragma. Am Stiel sind rechts einige der Chitinringe auf dem optischen Längsschnitt dargestellt, dessgleichen ein Theil der mittleren Partie des Stieles, wo man die *P.h* von einem *Ent* ausgekleidet findet, während das *Ect* ganz andere Verhältnisse zeigt als am *V*.

An der Scheibe, auf die man in der Zeichnung etwas von oben her herabsieht, zeigt ein Lappen rechts den Bau des *S*. Man achte auf die Verbreiterung des *Ect*. Die Linien $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \varepsilon, \zeta, \eta$ geben die Richtungen an, in welchen die auf Fig. 2, 3, 4, 6, 7, 8, 13 dargestellten Schnitte gelegt sind. Vergr. 100/1 (linear!).

Fig. 1 *B*. *Clytia*, erwachsen, aber jugendlich. Der Becher besteht nicht nur — wie auf Fig. 11 — zum Theil, sondern in seinem ganzen Umfange aus zelligem Material, dem außen eine dünne Chitinschicht auflagert (*Ch*).

Rechts auf dem optischen Längsschnitt bezeichnet *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* den Übergang des Epithels vom Magentheil auf den Becher, links auf dem Flächenbilde zeigen *p*, *q*, *r*, *s*, *t* verschiedene Formzustände der, in der Umwandlung begriffenen Elemente. Der Stiel (*P*) wird vom Weichkörper fast ganz ausgefüllt. Vergr. 80/1.

Fig. 2. *Clytia* (erw.). Horizontalschnitt durch die Basis eines Tentakels. Das *Ect* hat epithelialen Bau; im *Ent* ist *z* eine helle Plasmazone, welche den *n* (in welchem n_1) umgiebt; von ihr gehen Strahlen (*pl*) aus, die mit *pr*, einem Primordialschlauch, in Verbindung stehen. *l* Zellgrenze im Ektoderm. Die *M* zeigt bei M_1 ein, durch die Schnittrichtung bedingtes, mehr flächenhaftes Aussehen, bei M_2 ist sie scharf umgebogen. Richtung des Schnittes auf Fig. 1 durch Linie *α* angegeben. Vergr. 1500/1.

Fig. 3. *Clytia* (erw.). Horizontalschnitt durch den Tentakel nahe der Spitze. *u* Nesselorgane, *b* Borste. Schnittrichtung Fig. 1 *β*. Vergr. 1500/1.

Fig. 4. *Clytia* (erw.). Horizontalschnitt durch den Magentheil. Epithelialer Bau beider Blätter; bedeutende Stärke der *M* (bei M_1 Verbreiterung). Schnittrichtung Fig. 1 *γ*. Vergr. 1000/1.

Fig. 5. *Clytia* (erw.). Vertikalschnitt durch den Magentheil. Bemerkenswerth ist das Verhalten der Entodermzellen, deren verschiedene Zustände bei Bewältigung eines Nahrungskörpers (*N*) durch *a*, *b*, *c*, welche Zelle einen Fortsatz ps_1 entsendet, der sich bei *gl* verbreitert, *d* das innerhalb einer Vorwölbung ps_2 körniges Nährmaterial zeigt (bei d_1). *e*, e_1, ps_3, ps_4 und *f*, eine Plasmamasse, in welcher sehr zahl-

reiche Kerne (n_1, n_2, n_3) angetroffen werden. *i.s* ein vorspringendes Stück der *M*. vermuthlich durch eine Stützlamelle bedingt und dem von F. E. SCHULZE bei Cordylophora als irisartiges Septum an dieser Stelle beschriebenen Gebilde entsprechend.

Bac eine Diatomee, deren man immer eine große Zahl im Becher findet.

Der Schnitt ist etwas seitlich von der Stelle, wo sich der Magentheil in den Stiel fortsetzt, gelegt. Vergr. 1000/1.

Fig. 6. *Clytia* (erw.). Horizontalschnitt durch den mittleren Theil des Stieles. Das *Ect* besteht aus großen unregelmäßig gebauten Elementen, die nicht entfernt an ein Epithel erinnern. Über den hellen Saum *z* siehe den Text. *l* Zellgrenzen des Ektoderm. In jeder Zelle ein *n* mit n_1.

Richtung des Schnittes Fig. 1 *δ*. Vergr. 1000/1.

Fig. 7. *Clytia* (erw.). Horizontalschnitt durch den Stiel, unmittelbar oberhalb der Scheibe. Alle Bezeichnungen wie auf Fig. 6. Der Hohlraum des Stieles (*P.h*) ist erfüllt mit dotterähnlichen Partikelchen, deren verschiedene Formzustände durch *a*, *b*, *c* und *d* wiedergegeben sind.

Richtung des Schnittes Fig. 1 *ε*. Vergr. 1000/1.

Fig. 8. *Clytia* (erw.). Vertikalschnitt durch die Scheibe.

s Chitinbalken, welche die Lappen von einander trennen, *Al* Blatt der Alge Ulva.

Schnittrichtung Fig. 1 *ζ*. Vergr. 200/1.

Fig. 9. *Clytia* (erw.). Vertikalschnitt durch die Scheibe. In dem rechts gelegenen Lappen ist nur Ektoderm-Gewebe getroffen. In ihm eigenthümliche Einlagerungen (x_1, x_2, x_3), über die ich im Text meine Vermuthungen ausgesprochen habe. Sonst alle Bezeichnungen wie auf der vorigen Figur. *in* (wie auf Fig. 1 *A*) Einschnitt im Chitin.

Vergr. 400/1.

Fig. 10. *Clytia* (erw.). Vertikalschnitt durch den Stolo. Die Bezeichnungen und alle Verhältnisse des Baues denen von Scheibe und Stiel entsprechend. *l* Zellgrenzen des *Ect*. *St.h* Hohlraum des Stolo. *Al* Algenblatt.

Fig. 11. *Clytia* (erw.). Optischer Vertikalschnitt durch das »Diaphragma«. Dasselbe erscheint als eine zellige Fortsatzbildung des äußeren Epithels (*Ep!*), das bei *a* breiter wird, bei *b* umbiegt, über *c* zum Chitinbecher geht, den es über *d* bis *e* hinauf begleitet. Das äußere *Ep!* erleidet hier in solo eine Differenzirung; am Stiel ist es nicht mehr vorhanden. Die dort sich findende Ektodermschicht, gehört einer tieferen Lage an (*Ect.M*) und steht mit der *M* in Verbindung.

Die rechte Seite der Figur ist im optischen Vertikalschnitt gezeichnet; die linke zeigt das Bild, das man bei Einstellung auf die Oberfläche des Bechers erhält. Es ist versucht worden, auf dieser Figur die körperliche Vorstellung von dem Umbiegen des äußeren Epithels zu geben. Die Figur ist höchst wichtig für die Beurtheilung der Natur des Gehäuses. *p* brückenartiger Fortsatz des Epithels. n_1, n_2, n_3 Kerne.

Vergr. 1000/1.

Fig. 12. *Clytia* (erw.). Vertikalschnitt durch den Boden des Bechers. Das Diaphragma besteht hier aus Chitin. Die Figur ist entscheidend

für die Auffassung, dass die Chitinhülle kein Ausscheidungsprodukt des Ektoderms, sondern einer Differenzirung des äußeren Epithels ist.

Die Vergleichung mit Fig. 11 ist sehr wichtig; über alles Nähere siehe den Text. Die Bezeichnungen sind wie in Fig. 11.

Vergr. 1000/1.

Fig. 13. *Clytia* (erw.). Horizontalschnitt durch das Diaphragma. Alle Bezeichnungen wie auf Fig. 11. Hervorzuheben ist: die innige Verbindung des *Ect* mit dem Chitin; die Verbreiterung der Mittelzone bei *M*, die mit einer Abnahme der Dunkelheit Hand in Hand geht.

x eine Brücke vom Epithel zur Chitinhülle; sie scheint bereits aus Chitin zu bestehen. *b* Zellen am untersten Theil des Diaphragma. *pl* Schattirungen in der Zellmasse des Diaphragma. *c* Zellen, die den gleich bezeichneten auf Fig. 11 entsprechen. Welliges Aussehen der Chitinhülle.

Schnittrichtung Fig. 1 η. Vergr. 500/1.

Fig. 1 A

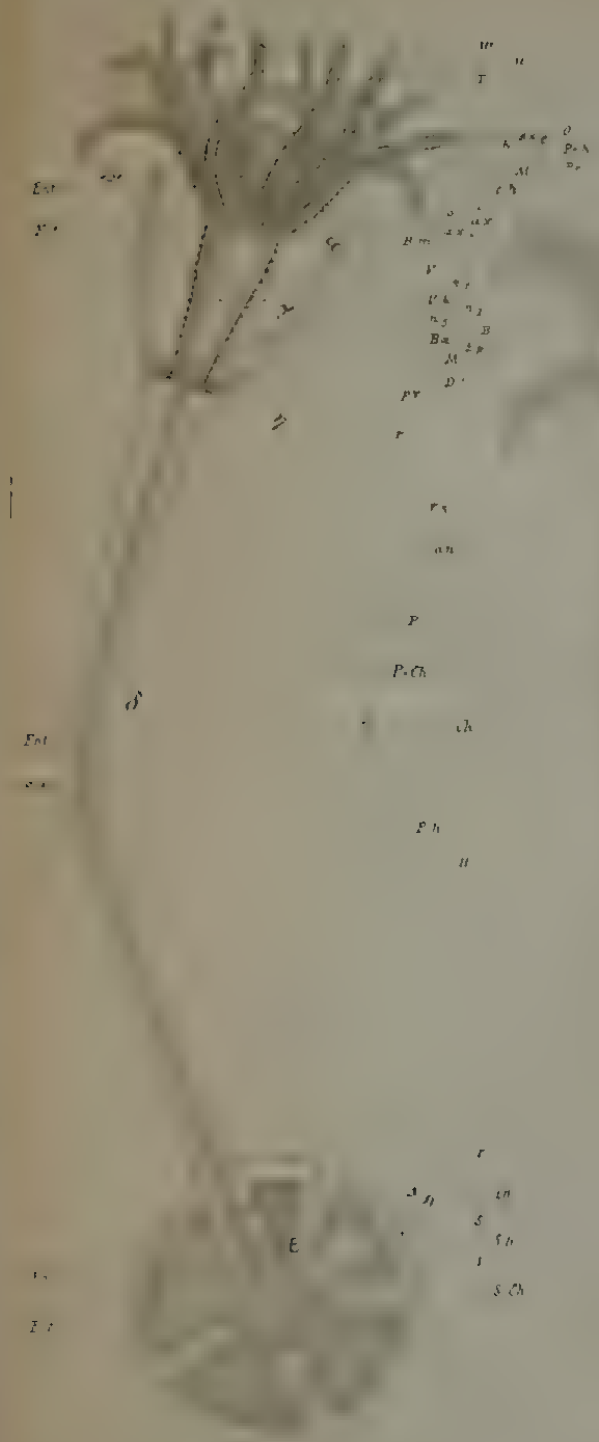


Fig. 1 B

Fig. 2.

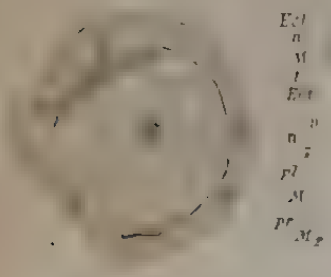


Fig. 3.

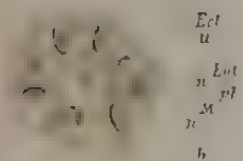


Fig. 5.

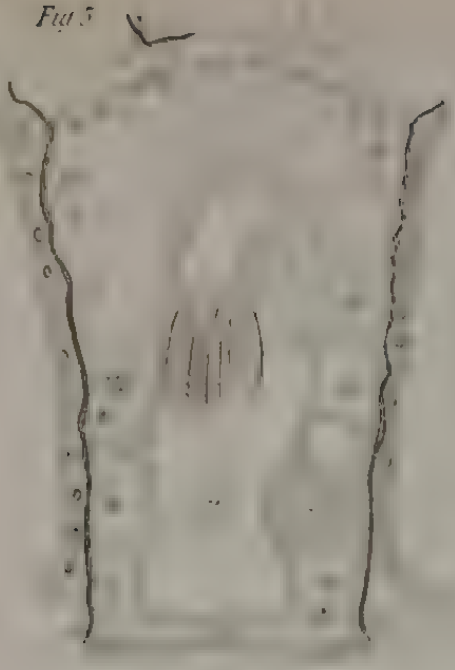


Fig. 4.

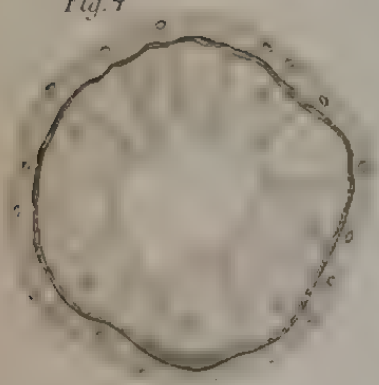
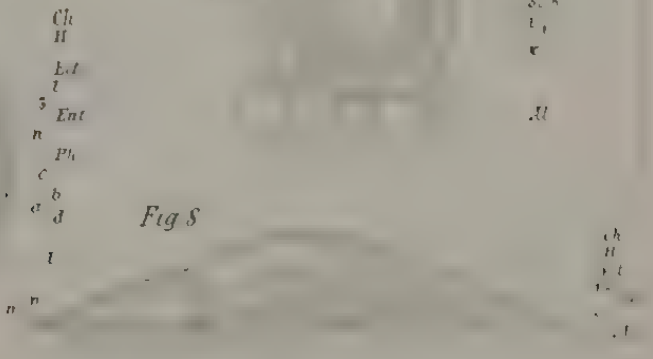


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 10.

Fig. 8.



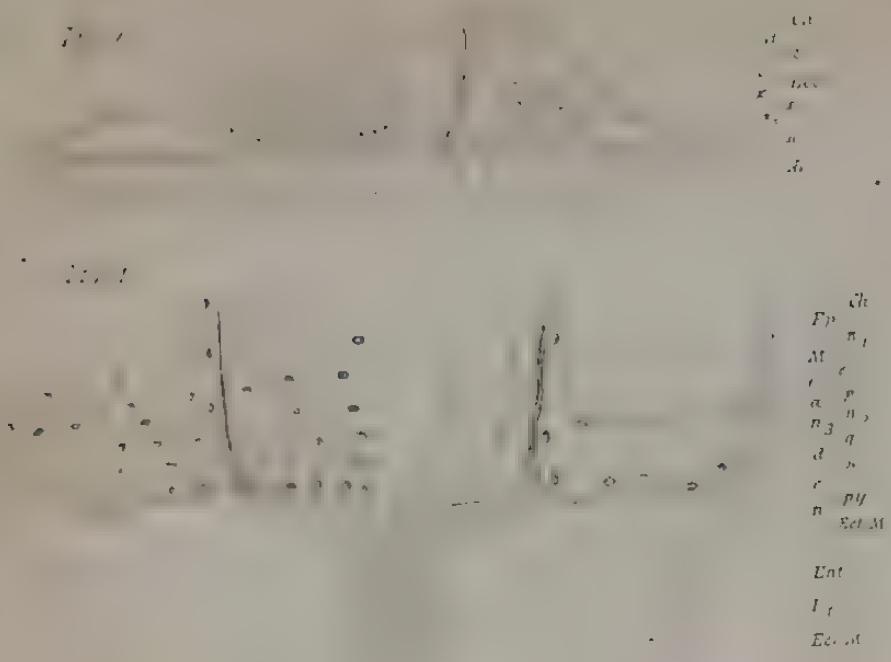
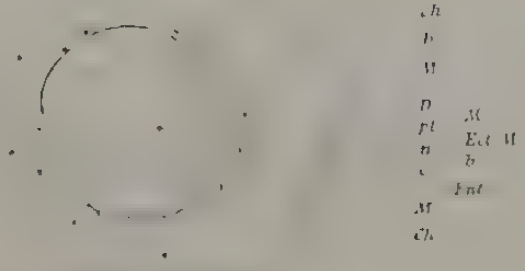


Fig 12

Fig 13



Der Carpus der Paarhufer.

Eine morphogenetische Studie.

Von

Dr. G. Baur.

(Vorläufige Mittheilung.)

W. Kowalevsky hat in seiner bedeutenden Abhandlung: Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere« unsere Kenntnis über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Formen zu einander in erheblicher Weise gefördert. Kowalevsky hat beinahe ausschließlich an fossilem Material gearbeitet; die Hauptfaktoren, welche ihn bei der Klassifikation leiteten, waren Gebiss und Extremitäten. Es soll nun hier der Versuch gemacht werden, jene Verwandtschaftsbeziehungen, welche Kowalevsky auf phylogenetischem Wege konstatirte, auch ontogenetisch mit Hilfe der Morphogenie des Skeletsystems, speciell der des Carpus, nachzuweisen. Die Morphogenie des Gebisses wurde vorerst außer Betracht gelassen, wird jedoch in einer späteren Arbeit zur Sprache kommen. Der Gedanke, welcher diese Abhandlung hervorgehen ließ, ist derselbe, welchem ich in meiner Arbeit, über den Tarsus der Vögel und Dinosaurier folgte, der Gedanke, dass alle Formen mit reducirtem Extremitätenskelet aus Formen mit nicht reducirtem 'pentadactylen' hervorgegangen sind, dass also bei Embryonen jener Formen noch Anklänge, ja vielleicht deutliche Spuren ihrer Urformen vorhanden sein müssen.

Die Arbeit wird, wenn abgeschlossen, in zwei Theile zerfallen. Im ersten Theil werden die embryologischen Resultate besprochen werden, im zweiten Theil werde ich dieselben mit den paläontologi-

schen, d. h. vergleichend-osteologischen Befunden überhaupt in Zusammenhang zu bringen suchen.

An diesem Orte werde ich nur kurz die embryologischen Befunde mittheilen.

1) Morphogenie des Carpus der Schweine.

Das Material bestand aus einer ziemlich vollständigen Serie von Embryonen vom Hausschwein. Al. Rosenberg hat bereits die Entwicklung der Extremitäten des Schweines in seiner werthvollen Arbeit: »Über die Entwicklung des Extremitäten-Skelettes . . . .« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. 1873, gegeben. er giebt jedoch eigentlich nur Mittheilungen über die Zahl der Skeletstücke, welche angelegt werden, ohne auf die Lagebeziehungen derselben zu einander näher einzugehen. In der distalen Carpusreihe findet er als Normalzahl 4 Skeletstücke: $Carp_1$, $Carp_2$, $Carp_3$, $Carp_{4+5}$. Den Nachweis eines $Metac._1$ hält er nicht für unmöglich; und in der That lässt sich dieses Skeletstück nachweisen. Bei einem Embryo von 18 mm Länge, bei welchem die Extremitätenknorpel eben in Entwicklung begriffen sind, sind die einzelnen Carpalstücke schon mehr oder weniger differenzirt. Auf einem Schnitte sind $Metac._3$, $Metac._2$, $Carp._2$, $Carp._1$ und Radiale getroffen. Zwischen $Carp._1$ und Radiale findet man nun gegen die Oberfläche zu gelegen und dort eine deutliche Falte hervorrufend, die Anlage eines Skeletstückes, welches wohl nur als $Metac._1$ gedeutet werden kann. Dieses Stück ist aber auch nur gerade in diesem Stadium angedeutet, bei einem etwas größeren Embryo ist es und die von ihm verursachte Falte verschwunden. Man kann nicht einmal behaupten, dass dieses Stück knorpelig angelegt wäre. Wirklicher Knorpel ist nicht vorhanden, sondern nur ein dunkler tingirtes Gewebe, welches immer eine Vorstufe des eigentlichen Knorpels ist und als »Vorknorpel« bezeichnet wird. Nichtsdestoweniger müssen wir diese Gewebsmasse einem wahren Skeletstück homolog setzen. Es muss eben schon vor sehr geraumer Zeit geschwunden sein, so dass nur noch ganz verwischte Andeutungen seiner wirklichen Existenz vorhanden blieben.

Bei der Untersuchung älterer Stadien finden wir ein höchst wichtiges Verhalten. Bei einem Embryo von 20 mm Länge bemerken wir Folgendes:

$Carp._2$ giebt nur einen Stützpunkt für $Metac._2$ ab. $Carp._3$ giebt

außer dem Stützpunkt für Metac.$_3$ auch noch einen kleinen solchen für Metac.$_2$ ab.

Betrachten wir diese Lagebeziehungen am Carpus des erwachsenen Schweines. Hier sind die Verhältnisse umgekehrt, Metac.$_3$ hat sich proximal verbreitert, stützt sich auf Carp.$_3$ und den größeren Theil von Carp.$_2$. Metac.$_2$ ist ohne jede Berührung mit Carp.$_2$ und ist von Metac.$_3$ so zur Seite gedrängt, dass es nur noch eine kleine Stütze an Carp.$_2$ findet.

Bekanntlich hat Kowalevsky diesen Befund phylogenetisch aus seinem paläontologischen Material konstatiren können, hier können wir denselben Befund Schritt für Schritt ontogenetisch mit Hilfe der Morphogenie nachweisen. Bei den jüngsten Embryonen vom Schwein finden wir Formen des Carpus wie bei Choerotherium, bei älteren Formen, wie bei Palaeochoerus, zuletzt wird ganz schrittweise die Form des Carpus des erwachsenen Schweines erreicht.

2) Morphogenie des Carpus der Cervidae.

Hier war das Material spärlich. Es lag ein Embryo von Cervus vor, welcher entweder von Cervus elaphus oder Cervus dama stammen musste, was sich übrigens gleich bleibt, da der Carpus der beiden Arten ziemlich identisch ist. Der Embryo maß circa 90 mm. Die Untersuchung ergab: Carp.$_1$ ist gut und isolirt entwickelt. Carp.$_2$ und Carp.$_3$ sind schon verschmolzen. Metac.$_2$ und Metac.$_5$ sind in ihrer vollkommenen Länge, wenn auch, namentlich in der Mitte, im Schwund begriffen, vorhanden. Metac.$_3$ und $_4$ beginnen zu verschmelzen. Carp.$_1$ ist schon von Rosenberg nachgewiesen worden, er fand es bei Alces und Cervus dama regelmäßig vor.

Vom Reh standen mir drei Embryonen verschiedener Größe zur Verfügung. Der erste Embryo ergab sich für die Untersuchung als zu jung, da in den Extremitätenstummeln noch kein Knorpel deutlich differenzirt war. Der zweite Embryo von etwa 30 mm Länge ergab Verhältnisse, welche sehr auffallen mussten.

Carp.$_2$, Carp.$_3$, Carp.$_{4+5}$ sind vollkommen isolirt entwickelt, von einem Carp.$_1$ war keine Spur vorhanden. Metac.$_2$ und Metac.$_4$ waren vollkommen getrennt und verhältnismäßig kurz und stark entwickelt; Met.$_2$ und Met.$_5$, welche ziemlich mächtig entwickelt sind, sind proximal unvollständig. Der dritte Embryo, der schon ziemlich weit vorgeschritten war, circa 150 mm Länge, zeigte im Allgemeinen die Verhältnisse des erwachsenen Thieres.

Rosenberg lässt es unentschieden, ob dem Reh ein Carp.$_1$ zukomme. Brooke bildet vom erwachsenen Reh ein kleines rundes Carp.$_1$ ab (Proc. Zool. Soc. 1878 Pl. LV). Ich konnte bei den von mir untersuchten Skeletten ein Carp.$_1$ nicht entdecken, es ist mir auch undenkbar, wie ein solches plötzlich wieder auftreten sollte, da bei dem Embryo von circa 30 mm Länge keine Spur desselben vorhanden ist. Vielleicht ist es aber bei noch jüngeren Embryonen nachweisbar.

Um die Frage zu entscheiden, wie sich das Carp.$_1$ bei anderen Hirscharten verhält, habe ich die mir zugängliche Litteratur nach Daten hierüber durchsucht. Außer den Angaben von Rosenberg, den von jenem citirten Stellen und den Angaben von Brooke finde ich noch eine Abbildung von Milne Edwards (Note sur l'Elaphurus Davidianus espèce nouvelle de la famille des cerfs. Nouv. Arch. du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Tome II. 1866. Bulletin pag. 27—39.) Auf T. 2 Bulletin Pl. V bildet Milne Edwards einen Knochen ab, welchen er mit Metatarsien bezeichnet, welcher aber jedenfalls Metac.$_{2, 3, 4, 5}$ vorstellt. Metac.$_3$ und $_4$ sind verwachsen, Metac.$_5$ legt sich an Metac.$_4$ an und artikulirt mit demselben, Met.$_2$ verhält sich wie Metac.$_2$ beim Edelhirsch. Sehr wahrscheinlich ist hier ein Carp.$_1$ vorhanden. Sonstige Angaben konnte ich nicht entdecken. Beim Durchsuchen der Münchner vergleichend-anatomischen Sammlung konnte ich das Carp.$_1$ bei folgenden Hirscharten nachweisen.

Megaceros hibernicus (euryceros),
Alces Machlis,
Cervus elaphus,
Cervus dama,
Pudua humilis,
Cariacus virginianus.

Bei allen diesen Formen ist es wohl entwickelt und immer isolirt, während Carp.$_2$ und $_3$ stets verwachsen sind. Bei Cervus Tarandus konnte ich ein Carp.$_1$ eben so wenig wie beim Reh nachweisen.

Wenn wir nun nochmals die embryologischen Befunde ins Auge fassen, so bekommen wir zwei verschiedene Stammformen für die Hirsche, welche sich wahrscheinlich schon sehr lange isolirt haben müssen.

1) Eine Form mit Carp.$_1$, vier vollständig entwickelten getrennten Metacarpalien; die seitlichen viel schlanker wie die mittleren.

2 Eine Form ohne Carp.$_1$, mit zwei mittleren isolirten Metacarpalien und zwei seitlichen, proximal unvollständigen.

Betrachten wir zuerst die eine Form. Wir haben Carp. $_1$. Carp. $_2$. Carp. $_3$. Carp. $_{4+5}$ isolirt; ferner 4 isolirte wohlentwickelte Metacarpalien. Vielleicht lässt sich bei sehr jungen Embryonen ein Metac. $_1$ noch nachweisen. Fassen wir diese Form als eine Stammform der jetzigen Hirsche auf, und sie ist sicher vorhanden, wofür die Angaben Marsh's in: »Introduction and Succession of Vertebrate Life in America« sprechen!

Durch Reduktion kann sich nun diese ursprüngliche Form verschieden gestalten:

1 Die seitlichen Metacarpalien können in der Mitte schlanker werden. Cosoryx. Marsh? Ob Cosoryx hierher zu stellen ist, oder seinen Platz unter den Ahnen der zweiten Form, der des Rehes zu suchen hat, ist nicht sicher, da mir unbekannt ist, ob Cosoryx ein Carp. $_1$ besitzt. Dremotherium?

2 Die Mitte kann ganz atrophiren. Cervus dama. Gelecus?

3 Nur der proximale Theil der seitlichen Metatarsalien bleibt erhalten, der distale atrophirt, die Phalangen bleiben. Cervus elaphus. Xiphodon?

4 Die proximalen Theile bleiben, die distalen atrophiren mit den Phalangen. Cervulus Brooke: wenn sicher nachgewiesen ist, dass ein Carp. $_1$ vorhanden.

5 Die proximalen Theile der seitlichen Metacarpalien verschwinden. Alces Machlis. Pudua humilis. Cariacus virginianus.

6 Die seitlichen Metacarpalien schwinden vollkommen. Formen unbekannt.

Gehen wir nun zu den Stammeltern des Rehes über, so finden wir hier Carp. $_2$. Carp. $_3$, Carp. $_{4+5}$ isolirt, kein Carp. $_1$. Die seitlichen Metacarpalien proximal unvollkommen: alle Metacarpalien deutlich isolirt. Es fragt sich nun darum, hat sich diese Form von der ersten mit erhaltenem Carp. $_1$ abgespalten oder lief sie schon ohne Carp. $_1$ neben jener Form her. Die Paläontologie und Morphogenie des Skelettes müssen hierüber noch Aufschluss geben. Ich bin geneigt mich der letzteren Ansicht mehr anzuschließen und halte es nicht für unmöglich, dass wir in moschusartigen Thieren, Dremotherium, oder tragulusartigen Thieren die Stammformen zu finden hätten. Leider fehlen genaue paläontologische Angaben über Vorhandensein von Carp. $_1$, über proximales oder distales oder vollständiges Vorhandensein der seitlichen Metacarpalien beinahe vollkommen. Ferner müssen morphogenetische Untersuchungen an Embryonen von verschiedenen Hirscharten, namentlich den Telemetacarpen, Brooke.

an Embryonen von Cervulus. Moschus und den Traguliden volle Klarheit über diesen Punkt bringen. Leider gehören derartige Embryonen zu den Seltenheiten.

3) Morphogenie des Carpus des Schafes.

Das Material war ein vollständiges. Rosenberg hat schon ausführlich über die Entwicklung der Extremitäten des Schafes berichtet und ich kann seine sämmtlichen Befunde bestätigen. Nur möchte ich noch Einiges über die gegenseitigen Lagebeziehungen der Skelettheile mittheilen. Ein Carp.$_1$ ist. wie schon Rosenberg behauptet. auch bei den jüngsten Embryonen nicht nachweisbar. Dagegen sind Carp.$_2$ und $_3$ stets getrennt und verwachsen erst ziemlich spät mit einander. Metac.$_2$ und $_5$ sind vollkommen entwickelt.

Bei einem Embryo von 18 mm Länge sind Metac.$_3$ und $_4$ vollständig von einander getrennt. sehr stark und kräftig entwickelt. Carp.$_2$ ist ohne jede Artikulation mit Metac.$_3$. Carp.$_2$ artikulirt mit Metac.$_2$. Metac.$_2$ und Metac.$_5$ sind verhältnismäßig stark entwickelt.

Bei einem Embryo von 20 mm Länge haben sich Metac.$_3$ und $_4$ etwas gestreckt. Eben so sind Metac.$_2$ und $_5$ etwas schlanker geworden, alle vier sind jedoch noch getrennt von einander. Carp.$_2$ hat sich mehr entwickelt. ist näher an Carp.$_3$ herangetreten. Metac.$_3$ hat sich proximal verbreitert. so dass Carp.$_2$ schon zum Theil über dasselbe zu liegen kommt.

Bei einem Embryo von 24 mm ist dieser Process noch weiter vorwärts geschritten. Die Metacarpalien sind noch schlanker geworden. Carp.$_2$ ist noch näher an Carp.$_3$ herangerückt. und liegt nun schon zur Hälfte über dem proximalen Theil von Metac.$_3$.

Bei Embryonen von 26 mm Länge beginnt schon die Verschmelzung von Carp.$_2$ und Carp.$_3$ und zu gleicher Zeit kommt Carp.$_2$ immer mehr über Metac.$_3$ zu liegen. Die Metacarpalien strecken sich nun immer mehr und die mittleren zeigen schon das Bestreben zu verschmelzen. Die seitlichen Metacarpalien sind zu griffelförmigen Knorpelstäben geworden. Carp.$_2$ und Carp.$_3$ sind verschmolzen. Carp.$_2$ liegt beinahe vollkommen über Metac.$_3$ und liefert nur noch eine sehr kleine Artikulationsfläche für Metac.$_2$.

Bei einem Embryo von 75 mm sind Carp.$_2$ und Carp.$_3$ vollkommen verschmolzen und artikuliren nun allein mit Metac.$_3$.

Bei noch älteren Stadien beginnen dann die seitlichen Metacarpalien distal zu atrophiren. Bei vielen Skeletten erwachsener Schafe finden sich noch minimale Rudimente derselben.

4) Morphogenie des Carpus vom Rinde.

Das Material war ein ziemlich unvollständiges. Der jüngste Embryo von etwa 16 mm war für Skeletentwicklung zu jung. Der nächst folgende maß 31 mm. Jedenfalls wäre es von Werth, Embryonen, welche in der Größe zwischen beiden stehen, noch zu untersuchen. Rosenberg giebt an, dass sich das Rind in der Entwicklung der Extremitäten gerade so verhalte, wie das Schaf. Diesem kann ich nicht vollkommen beistimmen. Beim Rinde werden allerdings nicht mehr Skeletstücke angelegt, wie beim Schafe, aber in der gegenseitigen Stellung der einzelnen Theile sind einige, wenn auch scheinbar nur geringe Unterschiede vorhanden. Dies bezieht sich namentlich auf die Stellung des Carp.$_2$ zu Carp.$_3$ und Metac.$_3$. Bei Embryonen von 31 mm Länge sieht man, dass das Carp.$_2$ eine viel selbständigere Stellung sich bewahrt, wie dies beim Schaf der Fall ist. Es kommt eigentlich nie zu einer direkten Artikulation zwischen Carp.$_2$ und Metac.$_3$ wie beim Schafe, da Carp.$_3$ immer einen Fortsatz zwischen Carp.$_2$ und Metac.$_3$ sendet, und so eine direkte Artikulation des Carp.$_2$ mit Metac.$_3$ verhindert. Carp.$_2$ verschmilzt auch mit Carp.$_3$, ohne dass es einen eigentlichen Antheil für die Artikulation mit Metac.$_3$ abgiebt.

In welchen genetischen Beziehungen Schafe und Rinder zu einander und beide zusammen wieder zu den Stammformen der Hirsche stehen, ist aus diesen Untersuchungen nicht zu ermitteln. Erstens müsste die Morphogenie des Skeletsystems der übrigen Pecoriden aufgeschlossen und dann müssten die reichen amerikanischen paläontologischen Funde, auf die Extremitäten hin, einer tief eingehenden Untersuchung unterworfen werden.

Kleinere Mittheilungen.

Zur näheren Kenntnis des Mammarorgans von Echidna.

Von **C. Gegenbaur.**

In seiner Schrift über die Mammardrüsen des Ornithorhynchus gab Owen auch eine Notiz über die gleichen Organe einer jungen, noch nicht trächtigen Echidna. Sowohl in der Gestalt, wie in der Anordnung der Drüsen fand sich eine bedeutende Übereinstimmung mit dem Befunde von Ornithorhynchus, wenn man von dem unansehnlicheren Volum jener Drüsen absah, welches eben dem Jugendzustande der untersuchten Echidna entsprach. Für beide Monotremen-Genera war somit eine, äußerlich das Mammardrüsenfeld darstellende Integumentstrecke gemeinsam, und wenn auch hierin der niederste Zustand des Mammarorgans zu erkennen war, so fand sich doch gegenüber den übrigen Säugethieren, zunächst den Marsupiaten, eine bedeutende Kluft. Ein bedeutungsvoller Schritt zur genaueren Erkenntnis dieser für die Mammalia charakteristischen Organe geschah wieder durch Owen durch den Nachweis einer Mammartasche bei Echidna hystrix. Damit war der Grund zum völligen Verständnis sehr mannigfaltiger Zustände jener Organe gelegt. Es knüpft sich daher an jenes Verhalten von Echidna besonderes Interesse, und es war mir erwünscht zwei weibliche Exemplare von Echidna setosa untersuchen zu können. An beiden war das sorgfältige Suchen nach einer Mammartasche vergebliches Bemühen; dagegen wurde bei beiden an der identischen Stelle das Drüsenfeld aufgefunden. Sowohl die Größe der Thiere als auch der völlig entwickelte Zustand der Drüsen, dann aber auch der Befund der inneren Geschlechtsorgane gestatteten nicht die Deutung jenes äußeren Verhaltens als eines Jugendzustandes. Bei dem einen bot zudem das eine Drüsenfeld eine leichte aber sehr deutliche faltenartige Einsenkung, die aus mehreren hier nicht zu erwähnenden Gründen nicht als etwas Zufälliges oder durch die Konservirung Erworbenes gelten durfte. Es ist selbstverständlich, dass durch jene Beobachtung an den Angaben Owen's über die Mammartasche von Echidna hystrix nichts alterirt wird. Diese sind nicht anzuzweifeln. Aber es ergeben sich doch manche Fragen und es ist, wenn auch eben durch Owen's Entdeckung an E. hystrix unsere Erkenntnis der Mammarorgane ein solides Fundament besitzt, doch im Bereiche der Monotremen eine Anzahl von Feststellungen nöthig. Vor Allem dürfte es sich darum handeln, wie der Befund von E. setosa zu jenem von E. hystrix sich verhalte, ob die Mammarbildungen beider Arten so verschieden seien, oder ob sie übereinstimmten, dergestalt, dass beiden zeitweilig ein ebenes Drüsenfeld, zeitweilig eine Mammartasche zukomme. Die Verschiedenheit beider Arten ist nicht so groß, dass man hoffen könnte jene beiden Zustände auf beide Arten in exclusiver Weise vertheilt zu finden; vielmehr scheint mir die andere Annahme größere Aussicht auf thatsächliche Begründung zu besitzen. Danach würde die Mammartasche eine periodische Bildung sein, die jeweils zur Aufnahme des geborenen Fötus entsteht und wieder sich rückbildet, wenn ihre Funktion beendet ist. Owen fand bei seiner E. hystrix einen gebornen Fötus, der die Existenz der Mammartasche verständlich macht. Jene Art ward also in einem Zustande untersucht, der von meinem Exemplare von E. setosa sich bemerkenswerth unterscheidet. Für jetzt beschränke ich mich auf die Mittheilung jener Thatsachen. Ausführlicheres über die Struktur jener Organe mir vorbehaltend.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Morphologisches

JUN 1 2 1964

AMNH LIBRARY
100130341